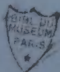
ISSN 0181-1568

# CRYPTOGAMIE

## ALGOLOGIE

TOME 7 Fascicule 3 1986

LABORATOIRE DE CRYPTOGAMIE
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
12, RUE BUFFON, 75005 PARIS




PUBLICATION TRIMESTRIELLE

Août 1986

## MANUSCRITS

Les recommandations aux auteurs sont publiées dans le premier fascicule de chaque tome. Les auteurs sont priés d'adresser leurs manuscrits (en trois exemplaires) au Directeur-Rédacteur de *Cryptogamie, Algologie*, Laboratoire de Cryptogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 12 rue Buffon, 75005 Paris.

Les tirages à part et les illustrations sont à la charge des auteurs.

## ABONNEMENTS A CRYPTOGAMIE

Tome 8, 1987

CRYPTOGAMIE comprend trois sections : ALGOLOGIE, BRYOLOGIE-LICHÉNOLOGIE, MYCOLOGIE.

Abonnement à 1 section :

France . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . (HT 295 F) 306,80 F
Étranger . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . HT 325,00 F

Abonnement aux 3 sections :

France . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . (HT 840 F) 873,60 F
Étranger . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . HT 920,00 F

Prière de bien vouloir envoyer le montant par chèque bancaire ou par chèque postal libellé à l'ordre de : CRYPTOGAMIE, Algologie, et adressé à :

CRYPTOGAMIE, Algologie
Laboratoire de Cryptogamie
12, rue Buffon, 75005 Paris
C.C.P. : Paris 14 522 31 T

*Cryptogamie, Algologie* est indexé par *Aquatic Sciences Fisheries Abstracts Part 1, Biological Abstracts, Chemical Abstracts, Current Contents, Marine Science Contents Tables (F.A.O.)*, Publications bibliographiques du CDST (Pascal).

# CRYPTOGAMIE
## ALGOLOGIE

**TOME 7 FASCICULE 3 1986**

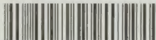
Anciennement REVUE ALGOLOGIQUE
Fondée en 1922 par P. ALLORGE et G. HAMEL
Directeur-Rédacteur : P. BOURRELLY
Éditeur : A.D.A.C.

## SOMMAIRE



**Publié avec le concours du Muséum National d'Histoire Naturelle**



CRYPTOGAMIE, ALGOLOGIE

Tome 7 Fascicule 3 1986

CONTENTS

# Professeur émérite Paulette GAYRAL

## Secrétaire générale de la Société Phycologique de France 1969 - 1979



A son retour du Maroc où elle laissa une œuvre importante, Madame le Professeur P. GAYRAL fut nommée Professeur à l'Université de Caen en 1961, y créant, dès cette époque, le Laboratoire d'Algologie fondamentale et appliquée où elle initia de nombreux travaux sur les algues planctoniques et benthiques.

Vice-Présidente de la British Phycological Society en 1964, Vice-Présidente du Centre Français du Littoral en 1976, Madame GAYRAL fut, de 1969 à 1979, Secrétaire générale de la Société phycologique de France et contribua ainsi au rayonnement national et international de la Phycologie française.

# COMPTE-RENDU DU COLLOQUE DE LA SOCIÉTÉ PHYCOLOGIQUE DE FRANCE

CAEN
25-26-27 avril 1986

Organisé par le Laboratoire d'Algologie fondamentale et appliquée, sous l'égide du Centre Régional d'Études Côtières, en l'honneur de Madame le Professeur Paulette GAYRAL à l'occasion de son départ à la retraite, le Colloque de la Société Phycologique de France s'est déroulé les 25, 26 et 27 avril 1986, dans les locaux de l'Université de Caen. Subventionné par l'Université de Caen, la Municipalité de Caen et les Conseils généraux du Calvados et de la Manche, ce Colloque a rassemblé 63 personnes venant d'Universités françaises et étrangères ainsi que d'organismes régionaux et nationaux, marquant ainsi la présence et la vitalité des scientifiques s'intéressant aux algues.

Après les discours d'ouverture de Madame la Présidente de l'Université de Caen, et de Monsieur P. BOURRELLY, Président de la Société Phycologique de France, et la présentation de l'équipe d'Algologie fondamentale et appliquée de Caen par Monsieur J. COSSON qui la dirige, les travaux exposés sous forme de 30 communications ont donné lieu, pendant ces trois jours, à de fructueux échanges et à de riches discussions sur tous les grands thèmes de la Phycologie (Systématique, Biologie, Morphogenèse, Cultures expérimentales et appliquées, Biochimie et Physiologie). Une présentation de l'usine de traitement des algues (SATIA) de Baupte (Manche) a été organisée par Monsieur BIGOT, Directeur, et Monsieur BRAUD, ingénieur. Cette visite a été suivie par une excursion conduisant 50 personnes environ sur le site de Goury dans le nord du Cotentin, sous un soleil méditerranéen, et permettant la récolte d'une flore algale particulièrement riche.

Enfin, une soirée «Cinéma» permit à Monsieur C. LARSONNEUR, Directeur du C.R.E.C., de nous présenter deux films sur les problèmes sédimentologiques conduisant à l'ensablement du Mont Saint-Michel.

Lors de l'Assemblée générale ordinaire et extraordinaire de la Société Phycologique ont été élus : Monsieur M. PELLEGRINI, au poste de Secrétaire Général en remplacement de Monsieur M. BODARD, et Monsieur J.J. BERT, au Conseil de la Société.

Dans ses conclusions, le Président P. BOURRELLY a exprimé sa satisfaction pour l'accueil reçu à l'Université de Caen et a remercié Madame la Présidente de l'Université, Monsieur C. LARSONNEUR, Directeur du C.R.E.C. et tous ceux, et en particulier l'équipe d'Algologie, qui avaient œuvré pour la réussite de ces trois journées.

*LISTE DES PARTICIPANTS*

ABÉLARD C. – Université de Paris VI, Laboratoire de Biologie végétale marine, 7, quai St-Bernard, 75252-Paris Cedex 05.
ANDRIAMAMPANDRY A. – Université de Paris VI, Laboratoire de Biologie végétale marine, 7 quai St-Bernard, 75252-Paris Cedex 05.
ARDRÉ F. – Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, 75005-Paris.
BEECKMAN T. – Lab. Morphologie, Systematik & Ecologie von de Planten R.U.G. -K.L. Ledeganckstraat, 35,9 000-Gent (Belgique).
BENARD F. – Station marine de Luc-sur-mer, 14530 Luc-sur-mer.
BENARD J. – 23, rue d'Hastings, 14000-Caen.
BERT J.J. – Université de Caen, Laboratoire d'Algologie fondamentale et appliquée, 39, rue Desmoueux, 14000-Caen.
BILLARD C. – Université de Caen, Laboratoire d'Algologie fondamentale et appliquée, 39, rue Desmoueux, 14000-Caen.
BODARD M. – Université de Lille I, Laboratoire d'Algologie, U.E.R. de Biologie, 59655-Villeneuve d'Ascq Cedex.
BOILLOT A. – Université de Paris VI, Station zoologique CEROV, B.P. 28, 06230-Villefranche-sur-mer.
BOMSEL J.L. – Université de Paris VI, Laboratoire de Physiologie végétale appliquée, Tour 53, 1er étage, 4 place Jussieu, 75252-Paris Cedex 05.
BOURRELLY P. – Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, 75005-Paris.
BRETON G. – Muséum National d'Histoire Naturelle, Place du Vieux Marché, 76600-Le Havre.
BRAUD J.P. – S.A.T.I.A., Usine de Baupte, 50500-Carentan.
CABIOCH J.– Station biologique, Place Georges Teissier, 29211-Roscoff.
CHAMBERLAIN Y. – Marine Laboratory, Portsmouth Polytechnic, Ferry Road, Hayling Island PO11 ODG (Grande Bretagne).
CHRETIENNOT-DINET M.J. – C.R.E.M.A., L'Houmeau, Case 5, 17137-L'Houmeau.
COPPEJANS E. – Lab. Morphologie, Systematick & Ecologie von de Planten R.U.G. - K.L. Ledeganckstraat 35,9000-Gent (Belgique).
COSSON J. – Université de Caen, Laboratoire d'Algologie fondamentale et appliquée, 39, rue Desmoueux, 14000-Caen.
COUDRET A. – Université du Maine, Laboratoire de Physiologie végétale, Faculté des Sciences, Route de Laval, 72017-Le Mans Cedex.
COUTÉ A. – Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, 75005-Paris.
DAUGUET J.C. – Université de Caen, Laboratoire de Pharmacognosie, U.E.R. de Pharmacie 1, rue Vaubénard, 14000-Caen.
DEROU C. – 21, rue du Onze-Novembre, 14000-Caen.
DESLANDES E. – 56A, route des Pieux, 50270-Barneville-Carteret.
DESTOMBE C. – Université de Lille I, Laboratoire d'Algologie, U.E.R. de Biologie, 59655-Villeneuve d'Ascq.
DIZERBO A. – 2, rue Ernest Renan, 29160-Crozon.
DUCHER M. – Université de Clermont II, Laboratoire de Phytomorphogenèse, 4 et 6, rue Ledru, 63038-Clermont-Ferrand Cedex.
DUCREUX G. – Université de Paris XI, Bât. 360, Faculté des Sciences, 91405-Orsay Cedex.
FLOC'H J.Y. – Université de Brest, Laboratoire de Physiologie végétale, Faculté des Sciences 29287-Brest Cedex.
FRANÇOIS L. – Résidence Universitaire, Bures Sud, Bât. B, Ch. 111, 91440-Bures/Yvette.
FRESNEL J. – Université de Caen, Laboratoire d'Algologie fondamentale et appliquée, 39, rue Desmoueux, 14000 Caen.

GAILLARD J. – Université de Paris VI, Laboratoire de Biologie végétale marine, 7, quai St-Bernard, 75252-Paris Cedex 05.
GAYRAL P. – 12, rue Lucien-Feuchot, 92190-Meudon.
GILLIS J. – Lab. Morphologie, Systematick & Ecologie von den Planten, Rijksuniversiteit-K.L. Ledeganckstraat 35, 9000-Gent (Belgique).
GIVERNAUD Th. – Université de Kenitra, Faculté des Sciences, Kenitra (Maroc).
GODIN J. – Université de Lille I, U.E.R. de Biologie $SN_2$, 59655-Villeneuve d'Ascq Cedex.
GUERLESQUIN M. – I.R.F.A., Laboratoire de Biologie végétale et phytogéographie, 3, place André-Leroy, B.P. 808, 49005-Angers Cedex.
HORN M. – Ministère de l'Agriculture, Service Régional de l'Aménagement des Eaux de Basse-Normandie, 6, Bd du Général-Vanier, 14000-Caen.
LARPENT J.P. – Université de Clermont II, Laboratoire de Phytomorphogenèse, 4, rue Ledru, 63038-Clermont-Ferrand.
LECACHEUX E. – Université de Caen, Laboratoire d'Algologie fondamentale et appliquée, 39, rue Desmoueux, 14000-Caen.
LEFEBVRE C. – Université de Lille I, Laboratoire d'Algologie, U.E.R. de Biologie, 59655-Villeneuve d'Ascq.
LEFEVRE L. – 12, rue de Falaise, 14170-Saint-Pierre-sur-Dives.
LEVAVASSEUR G. – Station biologique, Place Georges Teissier, 29211-Roscoff.
L'HARDY-HALOS M.T. – Université du Maine, Laboratoire P.M.M., Faculté des Sciences, Route de Laval, 72017-Le Mans Cedex.
MAGNE F. – Université de Paris VI, Laboratoire de Biologie végétale marine, 7, quai St-Bernard, 75257-Paris Cedex 05.
MAUME D. – Université de Caen, Laboratoire de Chimie thérapeutique, U.E.R. de Pharmacie, 1, rue Vaubénard, 14000-Caen.
MICALEF H. – Université de Caen, Laboratoire d'Algologie fondamentale et appliquée, 49, rue Desmoueux, 14000-Caen.
MONTFORT E. – Le Mesnil Perruel, 27910-Periers-sur-Andelle.
MOURADI A. – Université de Kénitra, Faculté des Sciences, Kénitra (Maroc).
PARTENSKY F. – Station biologique, Place Georges Teissier, 29211-Roscoff.
PELLEGRINI L. – Université d'Aix-Marseille, Laboratoire de Biologie végétale, Faculté des Sciences de Luminy, 13288-Marseille Cedex 09.
PELLEGRINI M. – Université d'Aix-Marseille, Laboratoire de Biologie végétale, Faculté des Sciences de Luminy, 13288-Marseille Cedex 09.
PENOT M. – Université de Brest, Laboratoire de Physiologie végétale, 6, avenue Le Gorgeu, 29287-Brest Cedex.
PEREZ R. – IFREMER, Centre de Nantes, Rue de l'Ile-d'Yeu, B.P. 1049, 44037-Nantes Cedex.
PONCET J. – Université de Caen, Laboratoire de Géologie de Normandie occidentale, U.E.R. des Sciences de la Terre, 14032-Caen.
RIOULT M. – Université de Caen, Laboratoire de Géologie de Normandie occidentale, U.E.R. des Sciences de la Terre, 14032-Caen Cedex.
ROUX J.C. – Centre d'Études Nucléaires de Grenoble, 85 X, Laboratoire de Biologie végétale - D.R.F. 38041-Grenoble Cedex.
SAINT-MARTIN K. – 512, Bd du Grand Parc, 14200-Herouville-Saint-Clair.
SAULOT P. – Muséum National d'Histoire Naturelle, Place du Vieux Marché, 76600-Le Havre.
SOURNIA A. – Station biologique, Place Georges Teissier, 29211-Roscoff.
TREMBLIN G. – Université du Maine, Laboratoire de Physiologie végétale, Faculté des Sciences, Route de Laval, 72017-Le Mans Cedex.
VINOT C. – IFREMER, Centre de Nantes, Rue de l'Ile d'Yeu, B.P. 1049, 44037-Nantes Cedex.
VYVERMAN W. – Lab. Morphologie, Systematick & Ecologie von de Planten R.U.G.-K.L. Ledeganckstraat 35, 9000-Gent (Belgique).

## RÉSUMÉS DES COMMUNICATIONS

### ANDRIAMAMPANDRY A.V. — *BECKERELLA PTEROCLADIOIDES* NOV. SP. ET *GELIDIUM MADAGASCARIENSE* NOV. SP., DEUX ESPECES DE GELIDIALES - RHODOPHYCÉES DE FORT-DAUPHIN (MADAGASCAR).

*Beckerella pterocladioides* possède la morphologie typique du genre *Beckerella* avec notamment une fronde aplatie, à nervure médiane bien distincte, à ramifications toujours issues des bords du thalle. Elle présente, en coupe, un cortex interne composé de grosses cellules pseudoparenchymateuses. L'espèce est comparée à *Beckerella irregularis* Akatsuka et Masaki du Japon à morphologie très voisine.

*Gelidium madagascariense* se distingue des autres espèces du genre *Gelidium* à la fois par sa morphologie et la disposition des tétrasporocystes. L'algue, plusieurs fois ramifiée, porte des rameaux régulièrement pennés insérés plus ou moins à angle droit. Les tétrasporocystes à division cruciée sont ordonnés en séries transversales dans les ramules de dernier ordre renflés.

Ces deux espèces sont décrites comme espèces nouvelles et les échantillons types déposés au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.

### BERT J.J. — J.V.F. LAMOUROUX (1779-1825), ALGOLOGUE CAENNAIS CÉLÈBRE ET SON HERBIER.

D'origine agennaise, J.V.F. Lamouroux que son père destinait au négoce, fut attiré de très bonne heure par la Médecine et les Sciences Naturelles. Nommé Professeur à Caen, au Lycée puis à l'Université, il y enseigna pendand 17 ans. Intéressé plus particulièrement par l'étude des Polypiers et des Algues (dont il décrira une trentaine de genres et de très nombreuses espèces), il laisse plusieurs ouvrages fondamentaux et des publications intéressantes. L'herbier de référence qu'il constitua au cours de ses recherches, bien connu des algologues du monde entier, est conservé actuellement au Laboratoire d'Algologie fondamentale et appliquée de l'Université de Caen.

### BILLARD C. — L'ALGOTHEQUE DU LABORATOIRE D'ALGOLOGIE FONDAMENTALE ET APPLIQUÉE DE L'UNIVERSITÉ DE CAEN.

La France ne dispose pas d'une collection centralisée de cultures d'algues comparable à celles d'autres pays européens tels que la Grande-Bretagne ou la R.F.A. L'Algothèque française la plus importante est actuellement celle du Muséum d'Histoire Naturelle à Paris, mais celle-ci ne comporte que des souches d'eau douce. Plusieurs laboratoires cultivent néanmoins des algues marines, bien qu'aucune de ces collections ne semble avoir été répertoriée. Notre but est de faire connaître l'algothèque qui s'est constituée à Caen.

Nous disposons d'une importante collection de plus d'une centaine de souches marines unialgales, mais non axéniques, représentant 91 espèces et taxons infraspécifiques. Il s'agit essentiellement d'algues unicellulaires, planctoniques ou microbenthiques. La plupart de ces souches ont été isolées au laboratoire. En raison des recherches effectuées sur ces groupes, l'accent est mis sur les Chrysophyceae marines (Sarcinochrysidales) et les Prymnesiophyceae, notamment les Coccolithophoracées néritiques et les Prymnésiacées. La collection renferme 15 souches-types sur lesquelles ont été basées des espèces nouvelles décrites au laboratoire. Par ailleurs, plusieurs souches spécifiques pour l'aquaculture sont également cultivées ainsi qu'un assortiment d'une quinzaine d'algues d'eau douce. Ces différentes souches sont disponibles à des fins de recherche ou d'enseignement. Une liste complète de la collection sera publiée.

**BODARD M., DESTOMBE Ch., GODIN J. et LEFEBVRE C. – APPROCHE DE LA STRATÉGIE DE L'ÉVOLUTION DE REPRODUCTION CHEZ LES ALGUES ROUGES.**

Les Algues Rouges présentent la particularité d'avoir inventé et conservé, au cours de leur évolution, une grande diversité du système de reproduction, du cycle de reproduction, du cycle monogénétique haplophasique au cycle trigénétique haplodiplophasique. L'étude de la reproduction sexuée permet d'évaluer les moyens mis en œuvre pour multiplier les individus d'une génération à l'autre. Les gamétophytes ont développé une multitude de types d'organes de reproduction tendant à l'amélioration de la fonction mâle, de la fonction femelle et du résultat de la fécondation : le carposporophyte; ce dernier ne constitue jamais un thalle isolé et isomorphe du gamétophyte femelle. Le tétrasporophyte donne des spores méiotiques en tétraèdre, cruciées ou zonées, isolées ou groupées, et l'édification d'un appareil végétatif élaboré de grande taille est le seul moyen de multiplier le nombre de tétraspores potentielles. Le cas le plus simple est la cellule unique (carpotétraspore), le plus compliqué est le thalle isomorphe du gamétophyte.

En conclusion, le cycle à trois générations isomorphes, haplodiplophasique, est incompatible avec les stratégies de reproduction des Algues Rouges.

**BRETON G. et SAULOT P. – *HAVRELLA*, GENRE NOUVEAU D'OSCILLAIRES DÉCOLORÉES : ÉTUDE CYTOMORPHOLOGIQUE EN MICROSCOPIE OPTIQUE. PREMIERES OBSERVATIONS SUR L'ÉCOLOGIE ET LA SYSTÉMATIQUE.**

*Havrella*, gen. nov. est proposé pour les espèces prédédemment classées parmi les Bactéries dans le genre *Beggiatoa* dont les cellules contiennent une grande vacuole centrale. *Havrella mirabilis* a été repérée et prélevée en plongée dans de nombreux bassins du Port du Havre et dans le Port de Cherbourg (Normandie) où elle se développe en un tapis de trichomes prostrés et flexueux, en surface de vases très réductrices, riches en sulfures. Les trichomes, animés des mêmes mouvements que ceux des Oscillaires, ont 15 à 55 µm de diamètre. Les cellules, apochlorotiques, ont un cytoplasme périphérique chargé en granules de soufre, et en granules sidérophiles. Le cloisonnement est centripète. La grande vacuole centrale rend *Havrella* sensible aux variations osmotiques.

**CABIOCH J. et MAGNE F. – APPARITION DU *LOMENTARIA HAKODATENSIS* YENDO SUR LES CÔTES DE FRANCE.**

Une Champiacée nouvelle pour les côtes de France et d'Europe s'est installée depuis quelques années dans un biotope pour l'instant limité d'une vasière du Nord-Finistère. Ses caractères morphologiques, anatomiques et reproducteurs conduisent à la rapporter au *Lomentaria hakodatensis* Yendo connu du Japon et du Sud de la Californie. Ils sont brièvement rappelés afin que l'espèce puisse être recherchée en d'autres points du littoral de la Manche et de l'Atlantique. Il n'est pas exclu que cette Rhodophycée s'installe et se propage à la manière d'autres espèces japonaises végétales (*Sargassum muticum*) ou animales (*Styela clava, Perophora* sp.) récemment importées.

**CHAMBERLAIN Y.M. – SOME CRUSTOSE CORALLINE ALGAE DESCRIBED BY LAMOUROUX AND ROSANOFF.**

A description will be given of some of the small, crustose coralline algae described by Lamouroux and Rosanoff in the nineteenth century.

**COPPEJANS E. – PROBLÈMES SPÉCIFIQUES A LA CONFECTION D'UNE FLORE ALGOLOGIQUE RÉGIONALE.**

Les problèmes suivants sont brièvement discutés : choix des limites géographiques de la région étudiée (inclusion de la flore de massifs rocheux infralittoraux au large de la côte);

choix des groupes taxonomiques traités; étude des micro-, épi- et endophytes; nécessité de l'étude de chaque microbiotope à cause de la présence parfois très ponctuelle de certaines espèces; nécessité de l'étude de la flore pendant plusieurs années à cause de l'absence de certaines espèces durant certaines périodes (parfois longues de plusieurs années); inclusion ou non de données «historique»; inclusion ou non d'espèces uniquement récoltées en épave; ... Ces différents problèmes sont illustrés par des exemples rencontrés lors de la confection de la Flore algologique de la Belgique et du Nord de la France.

### COSSON J. – CROISSANCE DES SPOROPHYTES RÉSULTANT D'HYBRIDATIONS INTERSPÉCIFIQUES ET INTERGÉNÉRIQUES CHEZ LES LAMINARIALES.

La croissance des sporophytes hybrides issus des croisements entre *Laminaria digitata* (L.) Lam., *L. saccharina* Lam. et *Saccorhiza polyschides* (Lightfoot) Batt. a été mesurée pendant 18 mois sur des thalles fixés sur cordage et transplantés en mer. Il apparaît que la production algale est accrue par hybridation par rapport au parent *L. digitata*, espèce la plus utilisée à l'heure actuelle en Europe pour la production d'acide alginique, bien que soit notée une importante variabilité dans les résultats. En effet, non seulement la quantité de matière fraîche produite est élevée, mais encore le temps nécessaire à l'obtention d'une même quantité est réduit d'un an et plus. Il faut souligner à cet égard les excellents résultats du croisement entre *L. digitata* ♂ et *L. saccharina* ♀ ou entre *L. digitata* ♂ et *S. polyschides* ♀.

### COUDRET A., FERRON F., JUPIN H. et COSTES C. – CARBOXYLATIONS A L'OBSCURITÉ CHEZ *CYSTOSEIRA ELEGANS* SAUVAGEAU.

Il a été montré chez *Cystoseira elegans* (COUDRET et JUPIN, 1985) une importante fixation de $CO_2$ à l'obscurité, ainsi que KREMER (1979) le signale par ailleurs chez d'autres Fucales. Dans cette étude, il est précisé pour la première fois :

– le désynchronisme qui existe entre les échanges de $O_2$ et de $CO_2$ chez les algues soumises à des éclairements variables : ceci met en évidence l'importance des carboxylations sous faibles éclairements ainsi qu'à l'obscurité;

– la nature des premiers produits synthétisés, résultant du fonctionnement des carboxylations, chez des Cystoseires maintenues à l'obscurité : c'est ainsi qu'il est mis en évidence l'apparition, non seulement de malate et d'aspartate, mais aussi de glutamate et de glycérate.

### DAUGUET J.C., MAUME D., BERT J.J. et ROBBA M. – ACIDES GRAS ET STÉROLS [redacted] TROIS ALGUES ROUGES : *GRACILARIA VERRUCOSA*, *CALLIBLEPHARIS LANCEOLATA* ET *SOLIERIA CHORDALIS*.

Les acides gras et les stérols ont été identifiés par chromatographie en phase gazeuse couplée à la spectrométrie de masse.

Les trois espèces étudiées renferment des acides gras saturés en $C_{14}$, $C_{15}$, $C_{16}$ et $C_{18}$ ainsi que des acides gras insaturés en $C_{16}$, $C_{17}$, $C_{18}$, $C_{19}$ et $C_{20}$. Comme chez de nombreuses Rhodophycées, ce sont les acides palmitique et eikosapentaénique (20 : 5) qui dominent. Aucun des stérols habituellement rencontrés chez les Rhodophycées n'a été retrouvé chez *Solieria chordalis*; par contre, *Gracilaria verrucosa* et *Calliblepharis lanceolata* renferment des stérols en $C_{27}$: il s'agit ici du cholestérol et du déhydro 22 ou 27 cholestérol. Un composé qui pourrait être un stérol en $C_{26}$ à trois $\Delta$ ($M^+$ à m/e 368) a été décelé dans les trois espèces; sa structure est actuellement à l'étude au laboratoire.

### DESLANDES E. – PRÉSENCE DE IOTA-CARRAGHENANE CHEZ QUATRE GIGARTINALES DES CÔTES DE BRETAGNE.

Quatre algues *Solieria chordalis* (Solieriaceae), *Cystoclonium purpureum*, *Calliblepharis jubata* et *Calliblepharis ciliata* (Rhodophyllidaceae) appartenant toutes à l'ordre des Gigartinales et présentes sur les côtes de Bretagne, ont été récoltées en vue d'en étudier le phycocolloïde.

Les rendements en phycocolloïdes pour des algues traitées par transformation alcaline sont de l'ordre de 20 à 25 % de la matière sèche. L'analyse chimique, à savoir le pourcentage [redacted] sulfates, le pourcentage en 3,6 anhydrogalactose, le pourcentage en galactose, et l'analyse Infra-rouge permettent de préciser que le phycocolloïde extrait est un carraghénane de type iota. L'étude de ces mêmes extraits en RMN du $^{13}C$ (analyse des structures fines) permet de confirmer les premiers résultats à savoir que les spectres obtenus sont identiques à celui obtenu pour un carraghénane de type iota (algue de référence : *Eucheuma spinosum*).

La méthode d'enrichissement en précurseurs développée sur ces extraits nous conduit à penser à un précurseur de type Nu et ceci en proportion très faible (limite de détection de la RMN du $^{13}C$).

L'analyse HPLC et CGL indique la présence en proportion variable chez les quatre algues de sucre glucose correspondant essentiellement à de l'amidon floridéen; de plus on note une faible quantité de xylose. Il est aussi intéressant de noter la présence de structures 6-o-méthyl Galactose (2,5 %) chez l'algue *Solieria chordalis*, composé qui n'a pas été détecté dans les trois algues rhodophyllidacées.

**DUCHER M. — CROISSANCE, PIGMENTS ET PHOTOSYNTHESE CHEZ *DRAPARNALDIA MUTABILIS* (ROTH) CEDERG.**

Les résultats obtenus concernent une Chlorophycée : *Draparnaldia mutabilis* (Roth) Cederg. Nous avons essayé de mettre en corrélation la croissance de cette algue se développant en lumière blanche ou sous des radiations oligochromatiques isoénergétiques bleue (420 nm) rouge (660 nm), jaune (589 nm) et la teneur des thalles en sucres, protéines, pigments photorécepteurs et leur activité photosynthétique. En lumière oligochromatique bleue la croissance des thalles est identique à celle des témoins se développant en lumière blanche. Nous notons une synthèse accrue de protéines. La teneur en pigments est égale à celle des témoins. En lumière oligochromatique rouge, la croissance est très inférieure à celle des témoins. Les glucides s'accumulent. Les pigments sont en quantité beaucoup plus faible. En lumière oligochromatique jaune, la croissance est égale à celle des témoins. Les synthèses de protéines et de sucres varient au cours du temps.

Sous les différentes lumières oligochromatiques la photosynthèse nette est équivalente mais diminuée de 50 % par rapport à celle obtenue en lumière blanche.

**DUCREUX G. — MORPHOGENESE CELLULAIRE ET CONTRÔLE DES PROGRAMMES DE DIFFÉRENCIATION DES CELLULES INITIALES DE *SPHACELARIA. IN SITU* ET ISOLÉES.**

La cellule apicale et la cellule sous-apicale de *Sphacelaria* ont un mode de fonctionnement et un rôle dans l'organogenèse du thalle strictement définis. La comparaison des mêmes cellules *in situ*, ou isolées par micromanipulation, montre que leurs programmes de différenciation sont maintenus ou modifiés en liaison avec des restructurations internes contrôlées par les interactions entre cellules voisines. L'obtention récente de protoplastes des mêmes cellules permet d'envisager l'analyse du rôle de la paroi dans la régulation de la différenciation cellulaire et dans l'orientation du programme de développement de la cellule isolée.

**EPIARD M., PELLEGRINI L. et PENOT M. — DE L'UTILISATION DU LANTHANE COMME TRACEUR DE LA VOIE APOPLASTIQUE CHEZ *CYSTOSEIRA NODICAULIS* (FUCALES, CYSTOSEIRACEAE).**

La technique du lanthane comme traceur de la voie apoplastique a été employée dans le cas de l'algue *C. nodicaulis* (Withering) Roberts. Le lanthane est appliqué à la base sectionnée de rameaux tandis que le déplacement du $La^{3+}$ est suivi en fonction du temps, au niveau de l'axe et au niveau de l'apex. Une localisation limitée des dépôts au niveau de la paroi permet d'affirmer que la voie apoplastique existe chez ces végétaux. La cinétique de trans-

port est lente. Ce transfert apoplastique apparaît, par ailleurs, limité à la couche méristodermique et aux premières assises du cortex.

**FLOC'H J.Y., DESLANDES E. et LE GAL Y. — MISE EN ÉVIDENCE [redacted] LA MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE CHEZ L'ALGUE ROUGE CARRAGHENOPHYTE *SOLIERIA CHORDALIS* SUR LES CÔTES BRETONNES ET EN CULTURE.**

Le cycle du développement végétatif de *Solieria chordalis* (C. Ag.) J. Ag. [redacted] été suivi pendant une année dans trois sites distincts : le Golfe du Morbihan, la Rade de Brest et le Golfe normano-breton. Les observations bimestrielles ont permis de reconnaître une variation dans la morphologie de l'algue qui semble être en étroite relation avec son rythme de croissance : - en hiver le thalle présente une forme cylindrique aux ramifications subdichotomiques caractéristiques; la fronde d'abord d'apparence dénudée, se pare progressivement d'une multitude de ramules minuscules, souvent unilatéraux, qui atteignent [redacted] à 3 mm de long en fin de période; - au printemps la forte croissance des ramules, dont la longueur atteint 3 à 5 cm, confère à l'algue un aspect densément chevelu tendant à masquer la dichotomie; - en été la transformation des ramules en axes ramifiés, et la fragmentation concomitante de la fronde, engendrent des thalles de formes variés; - à l'automne le thalle présente sa forme classique et porte des ramules latéraux éparses de taille variable. Cette succession dans la morphologie du thalle apparaît dans les trois sites étudiés, avec toutefois quelques décalages dans le temps. Par ailleurs des cultures en laboratoire ont montré que des fragments d'axes et les ramules isolés sont aptes au bouturage. En particulier la très grande aptitude des ramules à régénérer des thalles entiers, et la fragilité de leur insertion sur les pieds mères, indiquent que ces formations sont des organes de propagation privilégiés de l'espèce. Il est suggéré que, parallèlement à l'évolution morphologique de la fronde constatée *in situ*, ce sont les ramules qui, par un véritable semis sur les fonds calmes, assurent l'essentiel de la multiplication de *Solieria chordalis* sur les côtes bretonnes.

**FRESNEL J. et BILLARD C. — CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE DU GENRE *RHODELLA* EVANS (PORPHYRIDIALES, RHODOPHYCEAE).**

Basée sur des cultures de ces algues unicellulaires au laboratoire, une revue des quatre espèces, toutes marines, du genre *Rhodella*, est présentée, assortie d'une clé de détermination. Deux de ces espèces sont reconnaissables à leur couleur, bleu-vert chez *R. cyanea*, espèce récemment décrite (1) et vert-olive chez *R. reticulata*. Des observations ultrastructurales, afin de déterminer notamment les caractères du pyrénoïde, sont nécessaires pour départager les deux espèces de couleur rose violacé à brunâtre, *R. maculata* et *R. violacea*. Le problème de la distinction entre *Rhodella* et le genre voisin *Porphyridium* est par ailleurs discuté.

(1) BILLARD et FRESNEL, 1986, C. R. Acad. Sc. Paris, 302, série III (7) : 271-276.

**GILLIS J. — LA MÉTHODE DE NEWMAN, ADAPTÉE POUR L'ESTIMATION DE LA LONGUEUR TOTALE D'ALGUES FILAMENTEUSES.**

La méthode de Newman (1966) pour estimer la longueur totale des racines (d'un spécimen de plantes arrachées du sol) est modifiée et utilisée pour mesurer la longueur d'algues filamenteuses en culture.

Avec cette méthode, il est possible de mesurer et d'estimer la croissance d'algues en culture sans les perturber. Les boîtes de Pétri sont placées sur un grillage à maille de 1 mm [redacted] 1 mm et les points d'intersection entre les filaments et le grillage sont comptés. La longueur totale des filaments (F) est donnée par $F = N (L \times W)/4 (L + W)$ avec N = le nombre de points d'intersection, L = la longueur et W = la largeur de la surface dans laquelle le filament est situé. La longueur totale des filaments de *Polysiphonia* en culture obtenu par la méthode de Newman a été comparée à la longueur totale mesurée à la chambre claire. La corrélation entre les 2 techniques est très bonne ($c = 0{,}95$). La plus grande différence entre les moyennes de longueur totale obtenue par les deux méthode est de 7,5 %. Les moyennes des longueurs totale ne sont pas significativement différentes (Student t-test). L'estimation

de la longueur totale avec le grillage est plus rapide que la mesure directe. Les résultats sont très fiables.

GIVERNAUD Th. – CROISSANCE ET RÉGÉNÉRATION DE L'ALGUE BRUNE *SARGASSUM MUTICUM* (YENDO) FENSHOLT.

L'algue brune *Sargassum muticum* [redacted] été étudiée pendant 2 ans sur les côtes de Basse-Normandie. Une cartographie et une estimation des biomasses ont pu être réalisées; il semble possible d'affirmer qu'actuellement l'algue a atteint son extension maximale.

La croissance de l'algue et le repeuplement des zones dénudées ont été suivis. La croissance du thalle est maximale au printemps. Quand l'algue devient fertile, la croissance ralentit; elle est nulle en fin d'été : il s'ensuit une dégénérescence des thalles. Cependant, dès cette période, de nouveaux axes sont formés et présentent une faible croissance. Par ailleurs, l'influence de l'intensité lumineuse sur la croissance et la reproduction a été étudiée à différentes périodes de l'année sur des extrémités d'axes. Au printemps, les fortes intensités entraînent une nette accélération de la croissance et un développement des organes reproducteurs sur les extrémités des axes longs; sur les axes courts, par contre, les fortes intensités lumineuses agissent peu sur la croissance, mais permettent cependant le développement des organes reproducteurs. Nous avons également étudié la régénération du disque de fixation. Toutes les parties du disque, incapables de [redacted] fixer à nouveau, peuvent donner naissance à de nouvelles pousses. La capacité de régénération dépend de la partie du disque dans laquelle sont prélevés les fragments et la taille de ceux-ci : plus les fragments sont petits et plus la capacité de régénération diminue (en particulier le temps nécessaire à l'initiation des nouvelles pousses augmente). En-dessous d'une certaine taille, on obtient seulement une dédifférenciation de certaines cellules, mais jamais l'initiation d'un nouvel axe. Enfin, la culture d'aérocystes a permis d'obtenir non seulement la formation de jeunes axes, mais également la formation de réceptacles fertiles. Ainsi la fragmentation estivale des thalles qui libère dans l'eau de nombreux aérocystes capables de former des organes reproducteurs serait un facteur non négligeable de la propagation de l'espèce.

GUERLESQUIN M. – *LAMPROTHAMNIUM PAPULOSUM* (WALLR.) J. GR., CHARACÉE, ESPÈCE HALOPHILE EN RÉGRESSION.

Après une période de dormance comprenant un séjour au froid (+ 5 °C), les oospores de *Lamprothamnium papulosum* germent dans des eaux dont la salinité peut être variable (de 10 à 30/1000) (1), une faible salinité favorisant cependant le développement ultérieur des plantules. Etant donné leur mode de vie dans des biotopes à salinité variable, on constate que les plantules supportent mieux des baisses brutales de salinité (< 15/1000) que des augmentations de salinité (< 5/1000). Par contre, les augmentations progressives, par évaporation lente par exemple, sont bien tolérées et la salinité du biotope peut atteindre 43 $g.l^{-1}$ en $Cl^-$ (2). La salinité optimale pour le développement des plantes serait de 24 à 28 $g.l^{-1}$ de $Cl^-$ (3).

Halophile comme toutes les espèces de ce genre, *L. papulosum* vit dans des milieux saumâtres ou salés de l'intérieur ou du littoral, qu'ils soient temporaires (marais salants, mares et étangs saumâtres) ou permanents (lacs salés ou saumâtres, fonds d'estuaire).

L'aire de répartition de cette espèce connue d'Europe et d'Afrique, est comprise dans l'hémisphère nord entre les 28° et 59° degrés (du nord du Sahara au sud de la Norvège), avec quelques localités disjointes en Afrique du Sud (Province du Cap, Natal) (4, 5) et en Australie du Sud (6) (7). En France, les localités peu nombreuses sont menacées par l'abandon des marais salants de la côte atlantique, le développement des salines industrielles et l'aménagement du littoral méditerranéen.

(1) DUBOIS, 1968 : *Naturalia monspeliensis*, sér. Bot. 19 : 37-41.
(2) COMIN et al., 1983 : *Hydrobiologia*.105 : 207-221.
(3) DANIEL et al., 1980 : *Br. Phycol. J.* 15 : 194.
(4) GUERLESQUIN et CORILLION, 1961 : *Bull. Soc. Et. sci. Anjou*, nlle sér. 4 : 31-43.

(5) WOOD, 1978 : *Flora of Southern Africa, Cryptogams.* 9 : 56 p.
(6) BROCK, 1981 : *Hydrobiologia.* 81 : 23-32.

### HORN M. – LES ALGUES ET LA LUTTE CONTRE LA POLLUTION DES EAUX.

Jusqu'à ces dernière années, la lutte contre la pollution des eaux superficielles était axée sur l'élimination des matières organiques et des matières [redacted] suspension issues de rejets d'eaux usées d'origine domestique et industrielle.

Une amélioration sensible des cours d'eau pollués était constatée après la mise en place de stations d'épuration performantes et adaptées au problème; les cours d'eau ainsi restaurés furent largement sollicités pour subvenir aux besoins en eau potable, et pour satisfaire des objectifs plus ambitieux. Mais d'abord l'augmentation des teneurs en nitrates puis des manifestations biologiques intempestives, conduisirent les pouvoirs publics à envisager la prise en compte d'autres paramètres. Ainsi, on parle aujourd'hui de lutte contre la *pollution diffuse*, et de lutte contre *l'«eutrophisation des eaux»*. La *pollution diffuse* est surtout d'origine agricole et concerne principalement l'entrainement des nitrates issus des engrais [redacted] cours du lessivage des sols et du ruissellement, et aussi de la dissémination des foyers de pollution ponctuels : fosses à lisiers par exemple. L'origine étant bien définie, les moyens de lutte peuvent être prescrits : plans de bonne fertilisation, modifications de pratiques culturales, etc. L'*eutrophisation*, de milieux «bien nourris» on est passés très vite à des milieux «trop bien nourris», mais le terme est resté. Ce phénomène qui était bien connu et étudié depuis longtemps pour les lacs, commence à se manifester dans les eaux courantes.

L'excès des nutrients, azote et surtout phosphore, provoque une prolifération d'algues planctoniques qui peut compromettre les usages assignés au milieu aquatique : ainsi les fonds deviennent abiotiques, la transparence diminue, l'eau devient plus difficile à traiter, les substances excrétées par les algues produisent des composés organiques indésirables dans l'eau au cours du traitement.

Les responsables des politiques de l'eau sont surpris par les conséquences que peut avoir une telle manifestation imprévisible et incontrolable et dont le responsable est difficile à identifier.

Un autre type de pollution, plus pernicieuse et difficile à détecter, est celle due aux substances toxiques à de très faibles doses. La détermination des composés chimiques fait appel à des techniques sophistiquées longues et très onéreuses. On a parfois besoin de connaître le plus rapidement possible la toxicité éventuelle d'un produit ou d'une eau douteuse. Des tests biologiques existent. Une méthode consisterait à utiliser les algues comme indicateurs.

Il y a donc en France un besoin évident de recherches et de découvertes, sur la biologie des algues d'eau douce. Les études deviennent nécessaires et urgentes, elles doivent être entreprises par des équipes pluridisciplinaires. Les résultats sont déjà attendus par les gestionnaires de l'aménagement des eaux.

### LEFEBVRE C., DESTOMBE Ch. et GODIN J. – MISE EN ÉVIDENCE DE RYTHMES BIOLOGIQUES DANS LE FONCTIONNEMENT DU CARPOSPOROPHYTE DE *GRACILARIA VERRUCOSA* (HUDSON) PAPENFUSS.

L'influence de facteurs biologiques sur le fonctionnement de la génération carposporophytique de *Gracilaria verrucosa* [redacted] été estimée, en culture *in vitro*, par le suivi de la libération des carpospores. Les expériences, menées sur le comportement des carposporophytes issus d'un même thalle, isolés et d'âge inconnu, permettent de déterminer un contrôle de la part du gamétophyte femelle sur la libération des carpospores. La suppression de ce contrôle synchronise l'émission en trois périodes privilégiées. L'étude du fonctionnement de carposporophytes d'âge connu, obtenus par fécondation contrôlée, nous a permis d'apprécier leur durée à un mois et leur rythmicité à trois périodes égales soumises à des rythmes circadiens. Les fluctuations d'émission des carpospores en fonction du temps résultent de phénomènes complexes dans lesquels interviennent simultanément le fonctionnement propre du gonimoblaste, l'âge du carposporophyte et le contrôle du gamétophyte femelle.

L'analyse des modalités de libération des spores diploïdes donne de précieuses indications sur la stratégie de reproduction chez *Gracilaria verrucosa*.

**LEVAVASSEUR G. – TENEUR EN PIGMENTS ET ACTIVITÉ PHOTOSYNTHÉTIQUE COMPARÉES DE DIVERSES ALGUES MACROPHYTES DE LA ZONE INTERTIDALE DE ROSCOFF.**

Les teneurs en chlorophylle a (Chl.a) et en pigments photosynthétiques complémentaires (Chl.b, Chl.c ou phycoerythrine = R-PE.) d'une vingtaine d'Algues macrophytes représentatives des 3 Classes (Chloro-, Phéo-, Rhodophycées) de la zone intertidale ont été étudiées en vive-eau de printemps. Parallèlement, leur activité photosynthétique [illegible] été mesurée au laboratoire sous conditions standard. Cette dernière est exprimée en mg 02.g$^{-1}$ MS.h$^{-1}$ et en mg 02.mg$^{-1}$ Chla.h$^{-1}$. Au cours de cette étude, la teneur en Chl.a et l'activité photosynthétique d'une algue donnée sont apparues indépendantes de sa position systématique. En revanche, ces deux caractéristiques semblent liées à la morphologie et la structure des thalles, leur vitesse de croissance et leur durée de vie (espèce annuelles ou perennantes). Par ailleurs, pour chacune des Classes étudiées, les variations respectives des rapports Chl.a/Chl.b, Chl.a/Chl.c, R.PE/Chl.a sont discutées.

**MAGNE F. – LES ANOMALIES DU CYCLE DE DÉVELOPPEMENT DES RHODOPHYCÉES.**

Une revue rapide des principaux cas de cycles de développement anormaux chez les Rhodophycées est entreprise, et une interprétation souvent très hypothétique en est donnée. Une tentative est faite pour les regrouper en un certain nombre de catégories. L'intérêt de leur étude, ainsi que les difficultés qu'elle présente, est soulignée.

**MICALEF H. – ÉVOLUTION HISTOLOGIQUE, EN CULTURE, D'EXPLANTS DE ZONES STIPO-FRONDALES DE *LAMINARIA DIGITATA* (L.) LAMOUROUX.**

Les observations rapportées dans cette communication accompagnent le travail expérimental réalisé par J. COSSON et Coll. en vue d'obtenir des cals à partir d'explants de zone stipo-frondale de *L. digitata*, placés en culture axénique dans des conditions déterminées (température, photopériode, substrat nutritif), après stérilisation préalable (par l'hypochlorite de calcium à saturation, éventuellement suivi d'un «cocktail» antibiotique).

Les observations effectuées montrent que : 1) les explants subissent une dépigmentation plus ou moins complète, 2) ces explants présentent une enveloppe «nécrale» d'importance variable, 3) certains d'entre eux engendrent des cals formant une protubérance sur la face supérieure (libre) et/ou un bourrelet sur un ou plusieurs côtés (bourrelet latéro-supérieur), 4) les explants peuvent enfin développer des masses pigmentées incluses, à la limite interne de l'enveloppe «nécrale». L'étude histologique de ces diverses productions, entreprise sur des cryocoupes d'explants (préalablement fixés ou non) colorées par différentes méthodes, permet d'en préciser l'origine et souligne la part déterminante que semble y prendre la zone corticale externe, notamment au niveau d'une assise cicatricielle différenciée au sein de cette zone, à la limite interne de l'enveloppe «nécrale». En outre, des remaniements de l'histologie originale de l'explant sont observables, dans les zones demeurées vives.

**MOURADI A. – ANALYSE EXPÉRIMENTALE DE LA MORPHOGENÈSE DES THALLES [illegible] *GELIDIUM LATIFOLIUM* (GREV.) THURET ET BORNET.**

On peut distinguer en fonction des saisons deux formes de *Gelidium latifolium* ; une forme hivernale caractérisée par des thalles de petite taille, d'une couleur rouge très foncée, des axes larges, aplatis et régulièrement ramifiés; une forme estivale caractérisée par des thalles longs, d'une couleur rouge orangé, des axes grêles cylindriques, peu ramifiés et [illegible] ramification irrégulière.

On constate au début de l'automne que l'algue devient très touffue sans qu'il puisse

être mis en évidence un axe principal et se fragmente. Par ailleurs, cette fragmentation est suivie d'une régénération naturelle importante de nouvelles repousses. Ce bouturage que nous avons également obtenu en culture expérimentale apparaît comme étant le facteur principal de rajeunissement et de propagation de l'espèce. Les variations morphologiques liées aux variations des conditions externes du milieu observées dans la nature ont été vérifiées expérimentalement en cultivant des frondes entières et des morceaux de thalle prélevés à différents niveaux de la fronde. En conditions estivales (température 18°C, durée d'éclairement 16/8 h, intensité lumineuse 7,2 W.m$^{-2}$), le taux de croissance et le taux de régénération sont très élevés. L'action combinée de la photopériode et de l'intensité lumineuse agissent fortement sur ces paramètres. En effet, la croissance [redacted] la régénération sont plus importantes lorsqu'on fournit une faible durée d'éclairement, liée à une forte intensité lumineuse qu'avec une longue photopériode et une faible intensité lumineuse. La perte de la pigmentation du thalle liée aux fortes températures et à des intensités lumineuses trop élevées peut être enrayée par l'enrichissement, le renouvellement et l'agitation du milieu de culture. Les conditions hivernales (température 9°C, durée d'éclairement 8/16 h, intensité lumineuse 3,6 W.m$^{-2}$) favorisent particulièrement l'élargissement des axes et diminuent le taux de croissance et le taux de régénération.

Nos résultats semblent indiquer une relation entre taux de ramification, taux de régénération et durée d'éclairement dans les conditions hivernales et estivales. Il serait intéressant de démontrer qu'il existe chez *G. latifolium* un véritable photopériodisme.

**PARTENSKY F. et SOURNIA A. — LE DINOFLAGELLÉ *GYRODINIUM AUREOLUM* HULBURT DANS LE PLANCTON DE L'ATLANTIQUE NORD-OUEST.**

*Gyrodinium aureolum* est responsable de «marées rouges» dans la majeure partie des mers du nord de l'Europe. Ces proliférations algales subites ont souvent été associées à des mortalités importantes d'organismes marins, vertébrés ou invertébrés, et la toxicité éventuelle de *G. aureolum* a été invoquée. Recensé depuis une vingtaine d'années en Europe, ce Dinoflagellé a donné lieu à de nombreux travaux qui nous ont permis de définir son aire de répartition à l'échelle mondiale et à l'échelle régionale. Cette espèce phytoplanctonique semble se développer plus particulièrement au niveau de certaines structures hydrodynamiques, les systèmes frontaux, qui sont de trois types : fronts de marée, séparant les eaux du large stratifiées, de masses d'eau mélangée plus froide et plus riche en éléments nutritifs; fronts côtiers, marquant la limite entre des eaux côtières souvent dessalées et les eaux maritimes; fronts de talus, qui se forment à la limite du plateau continental du fait de remontée d'eau profonde. Dans le cas particulier du Skagerrak, le développement de «marées rouges» à *G. aureolum* semble coïncider à l'apparition d'une divergence dans le centre du bassin, liée à un renforcement du courant le long des côtes du Danemark au début de l'automne.

Le but du présent travail est de présenter une mise au point bibliographique, incluant un aperçu taxinomique, des problèmes soulevés par cet organisme encore peu connu, afin de dégager quelques axes de recherche essentiels.

**PONCET J. et RIOULT M. — LES ALGUES BENTHIQUES FOSSILES DES TERRAINS SÉDIMENTAIRES DE LA PARTIE ORIENTALE DU MASSIF ARMORICAIN ET DE LA BORDURE OCCIDENTALE DU BASSIN DE PARIS.**

Présentes dès le Précambrien, les Cyanobactéries participent jusque sous nos yeux au piégeage des sédiments vaseux (stromatolithes, oncolithes). A partir du Cambrien, des phycocénoses plus diversifiées sont associées aux petites constructions récifales sur la plate-forme carbonatée armoricaine. Au Dévonien inférieur et au Carbonifère inférieur, les algues à squelette calcaire (Dasycladales, Udotéacées) contribuent à la formation des sables calcaires. Il en est de même au Jurassique, mais les Algues rouges (Solénoporacées) interviennent apparemment plus tard sur la bordure occidentale (Oxfordien) que sur la bordure orientale (Bajocien) du Bassin parisien. Au début du Crétacé supérieur et au Paléogène, les calciphycées (*Archaeolithothamnium* cénomanien; Dasycladales, Udoteacées, Corallinoïdées éocènes) se cantonnent dans les dépôts littoraux. D'une façon générale, toutes ces algues

benthiques marquent les épisodes de sédimentation carbonatée, étroitement dépendants eux-mêmes des périodes de climats chauds.

Parallèlement, les Charophytes liées aux milieux de sédimentation à fortes influences continentales, soulignent localement les principales tendances régressives (Dévonien inférieur, Trias supérieur, Barthonien moyen, Oxfordien moyen/supérieur, Éocène/Oligocène).

**ROUX J.C. et RAMOS DE ORTEGA A. — CULTURES INTENSIVES DE MICRO-ALGUES DANS LES CULTIVATEURS SOLAIRES PLANS A THERMORÉGULATION INTÉGRÉE.**

Afin de produire en continu des micro-algues d'intérêt économique (par exemple *Chlorella, Phaeodactylum, Monochrysis, Tetraselmis, Spirulina*, sous forme de biomasse vivante pour les industries aquacoles), nous essayons de mettre au point un système de bioréacteur solaire plan avec une thermorégulation intégrée pour pouvoir fonctionner toute l'année sous un climat tempéré. A l'échelon du laboratoire, nous avons étudié, avec des cultures de petit volume, divers paramètres qui interviennent dans la dynamique des populations de ces micro-algues : des courbes de croissance ont été tracées en fonction de la qualité de l'eau (eau distillée, eau de ville, eau industrielle) de la composition en sels minéraux (7 milieux différents), de l'intensité lumineuse (1 à 50 W/m$^2$), de la température (15 à 30°C) et des chocs thermiques. Pour des cultures en grands volumes, trois systèmes de cultivateurs plans en chlorure de polyvinyle (souple, semi-souple, rigide) ont été expérimentés avec les chlorelles, dans une serre, puis à l'extérieur avec une thermorégulation intégrée à chaque dispositif. La production de biomasse algale en poids sec a été, [redacted] culture continue dans les panneaux rigides, de 16 g/m$^2$/j en hiver (énergie solaire moyenne de 500 kcal/m$^2$/j) et de 24 g/m$^2$/j en été (énergie solaire moyenne de 4100 kcal/m$^2$/j).

Actuellement, une petite unité pilote d'environ 10 m$^2$ de panneaux rigides à triple paroi est à l'essai avec une diatomée (*Phaeodactylum*) et une haptophycée (*Monochrysis*), mais des problèmes sont apparus, d'une part au niveau des pompes de circulation (traumatismes cellulaires) et d'autre part avec l'excès de lumière, qui provoque une inhibition de croissance.

**TREMBLIN G. et COUDRET A. — EFFETS DE QUELQUES FACTEURS BIOTIQUES SUR LA PHOTOSYNTHESE APPARENTE DE DEUX CYSTOSEIRES DE LA MÉDITERRANÉE : *CYSTOSEIRA STRICTA* ET *CYSTOSEIRA CRINITA*.**

Il est étudié chez ces cystoseires méditerranéennes (l'une de mode battu, l'autre de mode plus abrité) l'influence de l'intensité lumineuse, de la température et de la salinité sur l'évolution de la photosynthèse apparente. Les résultats obtenus sont reliés à la situation écologique de ces algues et à leurs potentialités de production de biomasse.

**VINOT C. — ÉTUDE DE LA COMPOSITION BIOCHIMIQUE D'*UNDARIA PINNATIFIDA* EN VUE D'UNE ALIMENTATION HUMAINE.**

*Undaria pinnatifida* est une des algues utilisées de façon traditionnelle en alimentation humaine dans de nombreux pays asiatiques. Considérées par la réglementation française comme aliments non traditionnels, les algues sont interdites en vertu du principe des listes positives (tout ce qui n'est pas expressément autorisé est interdit), imposé par les pouvoirs publics. L'autorisation de mise en vente peut être accordée par la Direction de la Consommation et de la Répression des Fraudes après avis du Conseil Supérieur d'Hygiène Publique de France et de l'Académie Nationale de Médecine et en fonction du cahier des charges demandé, visant à établir une composition précise de l'algue ainsi que les quantités d'éventuels contaminants.

L'analyse biochimique réalisée dans ce but permet de mettre en évidence les principaux éléments suivants :

— taux important de protéines : 20 % du poids sec, présence de tous les acides aminés essentiels et un équilibre entre eux, très proche des modèles types établis (en mg d'acides

aminés essentiels par g de protéines) par la F.A.O. (Food and Agricultural Organization) et par la N.A.S. (National Academy of Sciences).

– sur la base des besoins quotidiens d'un adulte, le bilan vitaminique est positif pour les vitamines A, $K_1$, $B_1$, $B_2$, $B_{12}$, H, PP et l'acide folique, si l'on tient compte d'une consommation théorique de 150 g d'algues.

– *Undularia pinnatifida* devrait présenter une bonne digestibilité du fait de sa teneur en cellulose : 2,7 % du poids sec.

– des teneurs importantes en minéraux, les principaux étant : K, Cl, Na, Ca, I.

– des quantités de métaux lourds très inférieures à celles admises par la législation. Cela constitue un atout important pour une exportation éventuelle vers les pays asiatiques ou les États-Unis.

Ces résultats permettent raisonnablement de penser que le dossier sera accueilli favorablement et que l'autorisation de mise en vente pourrait être accordée prochainement.

*Cryptogamie, Algologie 1986, 7 (3) : 189-192*



# DE L'UTILISATION DE LANTHANE COMME TRACEUR DE LA VOIE APOPLASTIQUE CHEZ *CYSTOSEIRA NODICAULIS* (FUCALES, CYTOSEIRACEAE)*

Marie EPIARD-LAHAYE[1], Liliane PELLEGRINI[1] et Michel PENOT[2]

RÉSUMÉ. — La technique du lanthane comme traceur de la voie apoplastique a été employée dans le cas de l'algue *C. nodicaulis* (Withering) Roberts. Le lanthane est appliqué à la base sectionnée de rameaux tandis que le déplacement du $La^{3+}$ est suivi en fonction du temps, au niveau de l'axe et au niveau de l'apex. Une localisation limitée des dépôts au niveau de la paroi permet d'affirmer que la voie apoplastique existe chez ces végétaux. La cinétique de transport est lente. Ce transfert apoplastique apparaît, par ailleurs, limité à la couche méristodermique et aux premières assises du cortex.

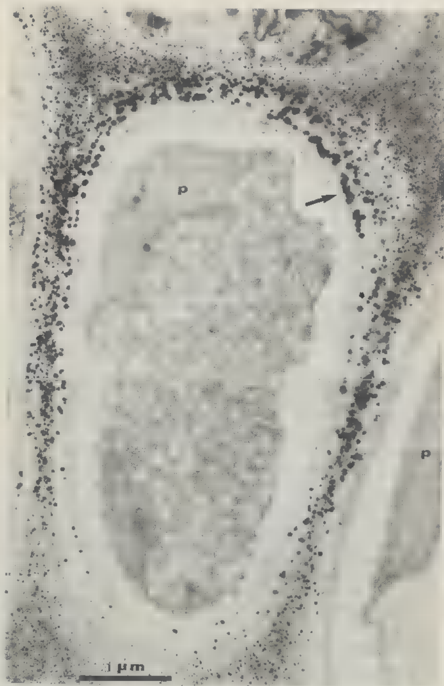
ABSTRACT. — Lanthanum nitrate was employed to determine, by electron microscopy, the pathway of solutes (and water ?) in *C. nodicaulis* (Withering) Roberts axis, after its introduction through the base of excised branches. The transport of $La^{3+}$ was followed as a function of time (0-8 days) and at two levels (at 4 cm from the base and close to the apex). The presence of lanthanum deposits in the walls indicates that an apoplastic transport exist in the algae. The transport velocity is very low. Furthermore, the lanthanum deposit appears localized only in the walls of the meristoderm and the first cortical layers.

MOTS CLÉS : *Cystoseira nodicaulis*, Cystoseiraceae, Fucales, lanthane, transport apoplastique.

La question des transports à longue distance de l'eau et des substances dissoutes se conçoit chez les Végétaux Supérieurs en terme de voie symplasmique (c'est-à-dire par le biais d'un continuum cytoplasmique) ou de voie apoplastique (c'est-à-dire par l'intermédiaire des compartiments extracellulaires tels les parois, les méats, le xylème). Certaines différenciations cellulaires imposent d'ailleurs un passage obligatoire par la voie symplasmique (ce serait le cas de la racine où le cadre de Caspary interrompt la continuité apoplastique au niveau de l'endoderme).

* Communication présentée au Colloque de la Société Phycologique de France à Caen (25-27 avril 1986), en hommage à Madame le Professeur P. GAYRAL.

1. Faculté des Sciences, Laboratoire de Biologie Végétale, 13288 Marseille - France.
2. Faculté des Sciences, Laboratoire de Physiologie Végétale, 29287 Brest Cedex - France.


p
p
1 µm

Cette dualité de voies peut se concevoir également chez les grandes algues, où l'on sait maintenant qu'un transport à longue distance, soit de photoassimilats (v. SCHMITZ, 1982; BUGGELN, 1983), soit d'éléments minéraux (v. FLOC'H, 1982), existe tant chez les Laminariales que chez les Fucales (FLOC'H et PENOT, 1972; PENOT et PENOT, 1977).

A cet égard, le lanthane du fait qu'il est dense aux électrons, du fait aussi qu'il ne franchit qu'exceptionnellement le plasmalemme, a permis à de nombreux auteurs (ROBARDS et ROBB, 1974; CAMPBELL et al., 1974; VAN STEVENINCK et al., 1976; DUPONT et LEONARD, 1977; EVERT et al., 1985) par l'intermédiaire de la microscopie électronique de visualiser le trajet de l'eau et des sels dans différentes structures. C'est donc cette technique qui a été appliquée au *Cystoseira nodicaulis* (Withering) Roberts. Des fragments de rameaux primaires de 10 cm de longueur, sectionnés au-dessus des tophules, comportant leur apex, sont prélevés sur des thalles. La base de ces fragments, sur une longueur de 2 cm, est plongée dans une solution de lanthane à 2 % dans l'eau de mer contenue dans un flacon, tandis que le reste de ces rameaux est maintenu en immersion dans de l'eau de mer; l'étanchéité entre ces deux milieux est assurée par un joint de paraffine.

Des coupes ultrafines sont faites tant dans la région moyenne (à 4 cm de la base) qu'au voisinage de l'apex, après des durées de temps variables (0, 2, 4, 6 et 8 j). Les coupes sont examinées directement sans contraste préalable.

Les résultats montrent à l'évidence qu'un mouvement des sels de lanthane existe; cette redistribution est limitée aux zones extracellulaires. Aucun transfert ne s'effectue vers l'intérieur des cellules (physode, noyau ou autre organite). En coupe transversale, on note un gradient, en ce sens que la localisation est particulièrement dense au niveau de la zone interne des parois. Après 8 j (Fig.), une densité de grains est observable au niveau des 2 assises cellulaires externes (zone méristématique incluse), tandis qu'à ce stade aucun marquage n'est décelable dans les zones internes (médulla).

Ces résultats indiquent clairement pour la première fois chez les algues, à notre connaissance, que la voie apoplastique contribue, pour une part non négligeable, au mouvement de redistribution des solutés.

D'autre part, l'absence de marquage intense après 2, 4 j indique que le mouvement est lent, ce qui s'expliquerait par l'absence vraisemblable de mouvement d'eau à longue distance. On notera enfin que les zones proches du cortex externe présentent une «perméabilité» de la voie apoplastique plus grande que celle des zones centrales.

Figure : Cellule de la première couche corticale chez un rameau de *C. nodicaulis* en coupe transversale. On notera la répartition préférentielle des précipités noirs de $La^{3+}$ (flèche) au niveau des parois. p : phéoplaste. (Durée de migration : 8 jours).

BIBLIOGRAPHIE


BUGGELN R.G., 1983 — Photoassimilate translocation in brown algae. *Progress in Phycol. Res.* 2 (8) : 284-332.

CAMPBELL N., THOMSON W.W. & PLATT K., 1974 — The apoplastic pathway of transport to salt glands. *J. Exp. Bot.* 25 (4) : 61-69.

DUPONT F.M. & LEONARD R.T., 1977 — The use of lanthanum to study the functional development of the casparian strip in corn roots. *Protoplasma* 91 : 315-323.

EVERT R.F., BOTHA C.E.J. & MIERZWA R.J., 1985 — Free-space marker studies on the leaf of *Zea mays* L. *Protoplasma* 126 : 62-73.

FLOC'H J.Y., 1982 - Uptake of inorganic ions and their long distance transport in Fucales and Laminariales. *In* L.M. SRIVASTAVA (Ed.), *Synthetic and Degradative Processes in Marine Macrophytes.* Berlin, New York, Walter de Gruyter, pp. 139-166.

FLOC'H J.Y. & PENOT M., 1972 — Transport du $^{32}P$ et du $^{86}Rb$ chez quelques algues brunes : orientation des migrations et voies de conduction. *Physiol. Vég.* 10 : 677-686.

PENOT M. & PENOT M., 1977 - Quelques aspects originaux des transports à longue distance dans le thalle de *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis (Phaeophyceae, Fucales). *Phycologia* 16 (3) : 339-347.

ROBARDS A.W. & ROBB M.E., 1974 — The entry of ions and molecules into roots : an investigation using electron-opaque tracers. *Planta* 120 : 1-12.

SCHMITZ K., 1982 — Translocation of organic compounds in Laminariales. *In* L.M. SRIVASTAVA (Ed.), *Synthetic and Degradative Processes in Marine Macrophytes.* Berlin, New York, Walter de Gruyter, pp. 167-182.

VAN STEVENINCK R.F.M., VAN STEVENINCK M.E. & CHESCOE D., 1976 — Intracellular binding of lanthanum in root tips of barley (*Hordeum vulgare*). *Protoplasma* 90 : 89-97.

# A REASSESSMENT OF THE TYPE SPECIMENS OF *TITANODERMA VERRUCATUM* AND *T. MACROCARPUM* (RHODOPHYTA, CORALLINACEAE)[1]

Yvonne M. CHAMBERLAIN*

ABSTRACT. – An historical analysis of the concept and classification of *Melobesia verrucata* Lamouroux and *M. macrocarpa* Rosanoff was made and their type specimens were examined. Both specimens showed the dorsiventral thallus construction, unistratose hypothallium composed of tall, obliquely orientated cells that [redacted] often sinuate; secondary pit connections; and single-pored tetra/bisporangial conceptacles characteristic of the genus *Titanoderma* Nägeli (syn. *Dermatolithon* Foslie). Both species have generally been subsumed in *Titanoderma pustulatum*, but examination showed that they are distinct both from this species and from each other. The principal distinguishing features were found to be the nature of the conceptacle roof surface and the anatomical structure of the roof.

RÉSUMÉ. – Une analyse historique de la conception et de la classification de *Melobesia verrucata* Lamouroux et *M. macrocarpa* Rosanoff a été faite et les spécimens type ont été examinés. Tous deux ont montré : une construction dorsoventrale du thalle; un hypothalle unistratifié, composé de hautes cellules, orientées obliquement et souvent sinueuses; des synapses secondaires; des conceptacles tétra/bisporangiaux unipores caractéristiques du genre *Titanoderma* Nägeli (syn. *Dermatolithon* Foslie). Ces deux espèces ont généralement été incluses dans le *Titanoderma pustulatum*, mais à l'examen, elles se sont montrées être distinctes de cette espèce, et constituer en outre des taxons indépendants. Le facteur principal de distinction s'est avéré être la nature de la surface du toit du conceptacle et la structure anatomique de celui-ci.

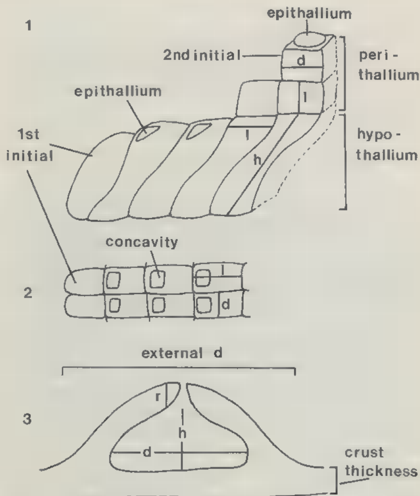
KEY WORDS : Taxonomy, Corallinaceae, *Titanoderma pustulatum*, *Titanoderma verrucatum*, *Titanoderma macrocarpum*.

## INTRODUCTION

During the course of a taxonomic and nomenclatural reassessment of *Titanoderma* Nägeli (syn. *Dermatolithon* Foslie, 1898), WOELKERLING, CHAMBER-

1. Communication présentée au Colloque de la Société Phycologique de France à Caen (25-27 avril 1986), en hommage à Madame le Professeur P. GAYRAL.

* Mrs Butler – Address : Portsmouth Polytechnic, Department of Biological Sciences, Marine Laboratory, Ferry Road, Hayling Island, Hampshire PO11 ODG, U.K.




Figures 1-3. — Diagrammatic representations of *Titanoderma* thallus in VS (Fig. 1), thallus edge in surface view (Fig. 2) and conceptacle in VS (Fig. 3) to indicate thallus parts and positions at which length (l), diameter (d), height (h) and roof thickness (r) are measured in the various components.

LAIN and SILVA (1985) provided a detailed account of the generitype specimen (i. e. the type specimen of the type species) *T. pustulatum* (Lamouroux) Woelkerling, Chamberlain & Silva (Basionym : *Melobesia pustulata* Lamouroux) and also transferred 15 other species into the genus. They noted the need for further studies to clarify taxonomic limits and relationships at species level. Subsequent taxonomic investigations of *Titanoderma* in the the British Isles

have led to the conclusion that, in general, the characters on which species of this genus are usually distinguished are inadequate.

Two attempts (DAWSON, 1955; LEMOINE, 1971) to key out the species on a world-wide basis relied on characters such as presence or absence of vegetative perithallial filaments and the number of cells in those filaments (LEMOINE, 1971), and additionally cell size, conceptacle diameter and degree of prominence of conceptacles (DAWSON, 1955). Unfortunately, all these characters tend to vary within rather wide limits in most species and this has made species recognition difficult. GARBARY (1978), in a scanning electron microscope study, proposed the nature of the roof surface (i. e. stepped or not) as a significant feature and showed that *Dermatolithon litorale* (Suneson) Hamel & Lemoine had a stepped roof while *D. pustulatum* (Lamouroux) Foslie did not. This feature later proved significant also in species of *Pneophyllum* (CHAMBERLAIN, 1983) as did the anatomical structure of the conceptacle roof. SUNESON (1943, p. 41 - as *Lithophyllum*) commented similarly on the taxonomic significance of the anatomical structure of the *Titanoderma* roof. Examination of these two characters in *Titanoderma* reveals them to be of use in species' determination.

## MATERIAL AND METHODS

Data were obtained from type and other historically important specimens housed at CN (Université de Caen, France), CO (Laboratoire Maritime, Concarneau, France), CHE (Société des Sciences Naturelles et Mathématiques de Cherbourg, France), L (Rijksherbarium, Leiden, Netherlands), LD (Institute of Systematic Botany, Lund, Sweden) and TRH (Kongelige Norske Videnskabers Selskabs Museet, Trondheim, Norway). Microtechnique and scanning electron microscopy technique were as in CHAMBERLAIN (1983). ! indicates that a specimen has been examined by the author.

Measurement conventions are shown in Figures 1-3. It should be noted that the length (l) of hypothallial and perithallial cells relates to their position in respect to the marginal and subepithallial meristem respectively. The height of the hypothallial cell (Fig. 1) is measured obliquely across the cell, this results in the apparent anomaly that the thickness of a crust composed of hypothallium and epithallium only may be less than the height of the cells of which it is composed.

In species with a stepped conceptacle roof, the upper cell of the roof filament has a thick, calcareous cap (Fig. 10) which cradles the epithallial cell so that it comes to lie more or less at right angles to the roof surface. In species without a stepped roof, the calcareous cell walls (Fig. 11) form a ring encircling the epithallial cell which lies in the plane of the roof surface giving a honeycomb-like appearance (Fig. 11). In scanning electron micrographs of air dried material the epithallial cell usually dries out to leave a depression which is known as the epithallial concavity.

| Published name | Melobesia verrucata Lamouroux 1816, p.316 | Melobesia pustulata β canellata Kützing 1849, p.696 | Melobesia verrucata sensu Kützing, 1849, p.696 and 1869, p.34, tab.96 | Melobesia verrucata sensu Harvey, 1849, p.109 and 1851, pl. 347C | Melobesia verrucata sensu P & H Crouan 1860, p.4 & 1867, p.150 (on Phyllophora) | Melobesia verrucata sensu P & H Crouan 1860, p.4 & 1867, p. 150 (on Fucus serratus) |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Identity of specimen on which published name was based | Titanoderma verrucatum | Titanoderma verrucatum | a foraminiferan | probably Titanoderma sp. | Fosliella farinosa | Fosliella farinosa & Pneophyllum limitatum |
| Areschoug, 1852 | p.513<br>M.verrucata | | | p.513<br>M.verrucata | | |
| Le Jolis, 1863 | p.151<br>M.membranacea? | | | p.151<br>M.membranacea? | | |
| Rosanoff, 1866 | p.78<br>M.pustulata | p.73<br>M.pustulata | | p.66<br>M.membranacea?<br>p.69<br>M.farinosa | | |
| Foslie, 1900a | | | | | pp 10, 16<br>M.farinosa | pp 10, 16<br>Dermatolithon pustulatum? |
| Foslie, 1905 | p.118<br>M.pustulata | | p.118<br>M.pustulata | p.73<br>Lithothamnion membranaceum? | p.96<br>M.farinosa pro parte | |
| De Toni, 1905 | p.1771<br>D.pustulatum pro parte | | p.1765<br>M.farinosa? | | | p.1771<br>D.pustulatum |
| Mazza, 1917 | p.186<br>M.farinosa pro parte | | p.186<br>M.farinosa | | | p.199<br>D.pustulatum |
| Hamel & Lemoine 1953 | p.59<br>D.pustulatum | | | | p.102<br>M.farinosa pro parte (host not specified by H & L) | |
| Chamberlain, 1978b | D.litorale pro parte | | | | | |

Table I — To show the usage of various names connected with *Titanoderma verrucatum* («?» inserted when used by the author concerned)

## OBSERVATIONS

### *Melobesia verrucata* Lamouroux (1816, p. 316)

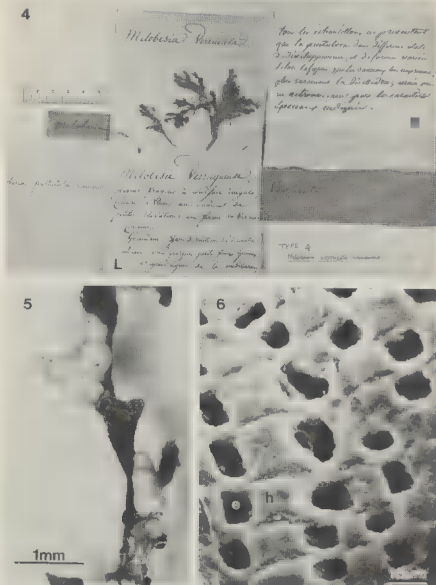
HISTORICAL BACKGROUND

The original publication of *M. verrucata* (LAMOUROUX, 1812, p. 186) was a nomen nudum, but LAMOUROUX (1816) later published a brief description of the species which he thought was a polyporous animal. Since 1816 the concept of *M. verrucata* has undergone many vicissitudes (Table I). Until now, however, the type specimen has not been re-examined nor have most of the specimens on which subsequent records were based.

Following LAMOUROUX, HARVEY (1849 and 1851, pl. 347C) recorded and figured plants growing on *Phyllophora* in Ireland as *M. verrucata*, but Harvey's specimens cannot be found and his description, while almost certainly representing *Titanoderma*, does not enable secure identification of his material. ARESCHOUNG (1852, p. 513) retained *M. verrucata* Lamouroux, adding HARVEY's record and also KÜTZING's (1849, p. 696 and 1869, p. 34, tab. 96). However, examination of Kützing's specimen (L no. 940.317.498 !) shows it to be a foraminiferan, although the specimens of *M. pustulata β canellata* Kützing (1849, p. 696) are true *M. verrucata* (L nos 904.315.50 ! and 940.317.503 !).

The superficial resemblance of *M. verrucata*, with its delicate thallus an prominent conceptacles to *Fosliella* spp. (subfamily Mastophoroideae), led the CROUAN brothers (1860 and 1867) to identify as *M. verrucata* plants of *Fosliella farinosa* (Lamouroux) Howe growing on *Phyllophora* (CO !), and a mixture of *F. farinosa* and *Pneophyllum limitatum* (Foslie) Y. Chamberlain growing on *Fucus serratus* L. (CO !). The *Phyllophora* epiphyte led to *M. verrucata* occurring in the synonymy of *M. farinosa* (FOSLIE, 1900a, 1900b and 1905; HAMEL & LEMOINE, 1953) while the *Fucus* epiphyte was subsequently presumed to be *Dermatolithon pustulatum* (FOSLIE, 1900a and 1905; HAMEL & LEMOINE, 1953).

LE JOLIS (1863, p. 151) transferred *M. verrucata* to *M. membranacea* (Esper) Lamouroux, probably because Harvey himself remarked that the plants resembled old thalli of *M. membranacea*. ROSANOFF (1866, p. 66), also included Harvey's *M. verrucata* in *M. membranacea* although he thought (ROSANOFF, 1866, p. 69) that *M. verrucata* is «*Melob. pustulata* croissant sur un *Rhytiphloea*», furthermore he appended a note to Lamouroux's type (Fig. 4) concluding that the specimens were stages of the development of «la pustulosa». Further evidence that ROSANOFF considered *M. verrucata* and *M. pustulata* to be conspecific occurs in a note from Le Jolis to JOHNSON and HENSMAN (1899, p. 26) : (*M. verrucata*, Lmx.). I do not possess any specimens of the enigmatic *M. verrucata* Lamx.; and my opinion is that such a name should be suppressed. Rosanoff, a very clever and conscientious botanist, who, at my request, undertook here the study of Melobesieae, went to Caen in order to investigate the type specimens of Lamouroux's herbarium, and ascertained that the specimen labelled *M. verrucata* by Lamouroux is nothing but *M. pustulata*».



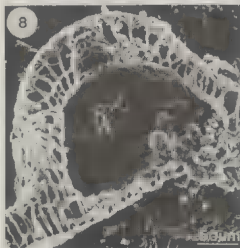

Figures 4-6. — Holotype specimen of *Titanoderma verrucatum* (= *Melobesia verrucata* Lamouroux). Figure 4, *Melobesia verrucata*, (CN), Lamouroux's handwriting (L), Rosanoff's handwriting (R). Figure 5, detail from the type. Figure 6, surface view of a crust showing hypothallial cells (h) and epithallial concavities (c).

An examination of many of the specimens at CHE cited under *M. pustulata* by ROSANOFF (1866, p. 74) shows that, for the most part they are true *Titanoderma verrucatum*, although the following taxa are also represented : *Fosliella* spp., *T. pustulatum* and *Pneophyllum limitatum*. Finally, ROSANOFF (1866, p. 73) cites «*M. canellata*» by KÜTZING (1849) as being true *M. pustulata*. Many subsequent authors have followed the practice of subsuming *M. verrucata* in *M. pustulata* including DE TONI (1905, p. 1771 pro parte - as *Dermatolithon*), HAMEL and LEMOINE (1953, p. 59, pro parte - as *Dermatolithon*) and FOSLIE (1905, p. 118 - as *Lithophyllum*).

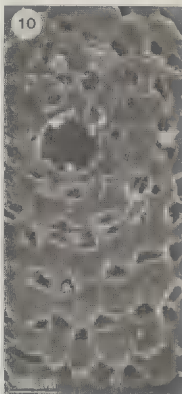
As a result of the conflicting ideas outlined above, it is evident that the concept of a small species of *Titanoderma* corresponding to Lamouroux's *Melobesia verrucata* virtually ceased to be recognized in the early years of this century. More recently, however, a number of authors (e.g. HAMEL & LEMOINE, 1953; DAWSON, 1955; KYLIN, 1956; VAN DER BEN, 1969; LEMOINE, 1971; PARKE & DIXON, 1976; CHAMBERLAIN, 1978a, 1978b; GARBARY, 1978; CORMACI & FURNARI, 1979; CORMACI et al., 1979; BATTIATO et al., 1982; SUNESON, 1982) have recorded, as *Dermatolithon litorale* (Suneson) Hamel & Lemoine, small species of *Titanoderma* from the Mediterranean and northern Europe. SUNESON (1943, as *Lithophyllum*) based *D. litorale* on *Lithophyllum pustulatum* f. *intermedia* Foslie (1905 p. 117) and examination of both Foslie's (TRH ! and C !) and Suneson's (LD ! and personal herbarium !) material shows this species to be quite distinct from *T. verrucatum*. With regard to the above references, HAMEL and LEMOINE (1953), DAWSON (1955), KYLIN (1956) and LEMOINE (1971) base their records on SUNESON's (1943) description and are presumably not, therefore, referring to *T. verrucatum*. The references for the British Isles by PARKE and DIXON (1976), CHAMBERLAIN (1978a) and GARBARY (1978) should, however, be re-named *T. verrucatum* while the extended description (CHAMBERLAIN, 1978b) relates to a mixture of *T. verrucatum* and *D. litorale*. Finally, it is probable that the other authors mentioned above are sometimes using the name *litorale* for the ubiquitous plant correctly known as *T. verrucatum*.

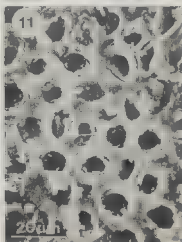
To summarize, therefore, the delicate crusts with small, prominent conceptacles which characterise *T. verrucatum* have been collected extensively throughout Europe but have been confused with other taxa, in particular *Fosliella* spp., *Pneophyllum limitatum*, and other species of *Titanoderma*. This is understandable because the external morphology is very similar in all these entities, however, the characteristically oblique, sinuate hypothallial cells of *T. verrucatum* instantly distinguish this species from members of the other genera, while no other *Titanoderma* has been described to date with conceptacles as small and prominent as *T. verrucatum*. A note should be made regarding Lamouroux's unpublished species *Melobesia discoidea*. A number of specimens in Caen (!) have been labelled «Melobesia Discoidea» by Lamouroux; they mainly refer to calcareous epiphytes on *Padina* comprising a mixture of *Fosliella* and *T. verrucatum*. ROSANOFF (1866, p. 70) refers to *M. discoidea* in his discussion of *Melobesia farinosa* of which species he considered it to be a robust form and he


7


8


9


10


11
20µm

also refers to it in his annotations on Lamouroux's specimens (CN) (e.g. Fig. 4). As the name was never published it is of no further concern, but it clearly referred to a small, epiphytic entity with prominent conceptacles which included *Titanoderma verrucatum*.

## DESCRIPTION OF THE HOLOTYPE (Figs. 4-10)

***Titanoderma verrucatum*** (Lamouroux) comb. nov.

**Basionym** : *Melobesia verrucata* Lamouroux, 1816, p. 316.

**Taxonomic synonyms** : *Melobesia pustulata β canellata* Kützing, 1849, p. 696. *Melobesia pustulata* sensu Rosanoff, 1866, p. 78, pro parte, non Lamouroux.

**Further references** : *Melobesia verrucata* Lamouroux, 1812, p. 186, nomen nudum *Melobesia verrucata* in Areschoug, 1852, p. 513.

**Excluded references** : *Melobesia verrucata* sensu Kützing, 1849, p. 696; 1869, p. 34, Tab. 96, no. 4397 (= a foraminiferan).
*Melobesia verrucata* sensu P. Crouan & H. Crouan, 1860, p. 4; 1867, p. 150 (= *Fosliella farinosa*).

**Specimens** : *Melobesia pustulata β canellata* Kützing, M. mediterr. ad *Cryptacantha squarrosa* (L 904.315.50 !); M. mediterran, in ceramio (L 940.317.503 !).

**Excluded records** : *Melobesia verrucata* sensu Kützing, M. Mediterran, ad Algas (L 940.317.498 !) (= a foraminiferan).
*Melobesia verrucata* sensu P. Crouan & H. Crouan, banc du Moulin Blanc, février 1859, sur le *Fucus serratus* (CO !) (= a mixture of *Fosliella farinosa* and *Pneophyllum limitatum*); anse du Minon, Mars 1847, sur *Phyllophora rubens* (CO !) (= *Fosliella farinosa*).

**Holotype** : CN ! Lamouroux, Mediterranean, on *Rytiphlaea* (Figs. 4-10).

**Illustrations** : CHAMBERLAIN, 1978b, pp. 297, 398 (as *D. litorale*, excl. fig. 5); GARBARY, 1978, p. 210 (as *D. litorale*).

The holotype (Figs. 4, 5) comprises fronds of *Rytiphlaea* from the Mediterranean which bear numerous, bleached plants of *T. verrucatum*. The small, delicate crusts are up to 3 mm diameter, 70 µm thick, and often encircle the terete thallus of the host; individual crusts adhere closely to the host, adjacent crusts may overlap each other but the plants are not superimposing. Conceptacles occur frequently (Fig. 7) and are prominently hemisphaerical, uniporate and measure 310-350 µm diameter. The conceptacle roof cells have prominent calcareous caps giving the roof surface a conspicuously stepped appearance (Fig. 10). The thallus forms a distinct skirt (Fig. 7) at the conceptacle base.

Figures 7-10. — Type specimen of *Titanoderma verrucatum*. Figure 7, conceptacle. Figure 8, vertical fracture through conceptacle showing clavate roof filaments (arrow). Figure 9, VS through thallus showing sinuate hypothallial cell (h) and epithallial cell (e), Figure 10, detail of conceptacle roof showing heavily capped cells (c) cradling epithallial cells (e). Figure 11, type specimen of *Melobesia pustulata* Lamouroux (CN) showing honeycomb-like surface of conceptacle roof.

In vertical section (Fig. 9) the vegetative thallus is up to c. 70 µm thick and is composed of hypothallial and epithallial cells, perithallial cells develop only in the immediate vicinity of conceptacles. Hypothallial cells are tall and sinuate (Fig. 9) and measure up to 75 µm high x 30 µm long, they have very sparse contents and are conjoined by both primary and secondary pit connections; each hypothallial cell cuts off a triangular epithallial cell (Fig. 9) which is c. 11 µm diameter. In surface view (Fig. 6) the hypothallial cells are radially elongated, 16-30 µm long x 8-16 µm wide, while the epithallial concavities are 5-10 µm long x 5-11 µm wide.

The nature of the spores in the conceptacles of the type specimen is unknown but tetrasporangial and bisporangial conceptacles have been identified in Mediterranean collections, while plants from the British Isles are always bisporangial. Internally, the hemispherical conceptacles (Fig. 8) measure about 200 µm diameter x 130 µm high, they have roof filaments (Fig. 8) which are mainly three cells deep, the central cell is relatively large and may be somewhat clavate (Fig. 8), a small epithallial cell occurs above and one, or occasionally two, more or less isodiametric cells below; these lower cells usually disintegrate as the conceptacle ages. The ostiole (Fig. 8) may be surrounded by filaments composed of three or four minute cells.

No further information is available regarding the ecology or phenology of the type material; other plants identified from Mediterranean localities occurred on terete hosts such as *Cladophora* and *Ceramium*, foliose thalli such as *Padina* and also on seagrasses. In the British Isles a similar host range is seen.

## *Melobesia macrocarpa* Rosanoff (1866, p. 74)

### HISTORICAL BACKGROUND

ROSANOFF (1866) described *Melobesia macrocarpa*, growing on *Phyllophora* at Cherbourg (CHE !) (Figs. 12, 13) as a species which resembled LAMOUROUX's (1812) *M. pustulata*, but differed from it in having larger, more conical conceptacles and particularly in having bisporangia rather than tetrasporangia. In fact, as discussed under *T. verrucatum*, ROSANOFF's concept of *M. pustulata* mainly corresponded with *M. verrucata* Lamouroux and he considered (ROSANOFF, 1866, p. 78) that *M. verrucata* was merely a form of *M. pustulata* growing on *«Rhytiphloea»*.

FOSLIE (1898, 1900a and 1904) changed his mind many times as to the affinity of *macrocarpa* before finally (FOSLIE, 1905, p. 117) concluding that it was a *Lithophyllum* of the subgenus *Dermatolithon* and that it differed from *L. pustulatum* in being a more northern form (although the type was collected at Cherbourg) while *L. pustulatum* did not occur further north than Cherbourg. In the same paper, FOSLIE also concluded that Rosanoff's original distinction between tetrasporangial pustulatum and bisporangial macrocarpum was not tenable as both types of spore occurred in both species.

*Melobesia macrocarpa* was recorded by ARESCHOUG (1875) growing on *Phyllophora rubens* at Warholm Island, near Gothenburg, Sweden. He described the plant as bearing large, prominent, conical, bisporangial conceptacles. Further plants from the same area, i.e. the northern Kattegat, were recorded by ROSENVINGE (1917, as *Lithophyllum macrocarpum*) although the only plant that he identified with certainty was that from Trindelen (C, Rosenvinge no. 2780 !) and no *Titanoderma* now remains on this specimen. Probably the same species as Rosenvinge's was described by SUNESON (1943) from the Swedish side of the northern Kattegat as *Lithophyllum pustulatum*; SUNESON cited *Melobesia macrocarpa* as a synonym. These plants had prominent conceptacles up to c. 600 µm diameter and SUNESON's illustrations show roof filaments up to 6 or 7 cells long in the ostiole area; the plants were mainly bisporangial although occasional tetrasporangial ones occurred. The relationship between Suneson's and Rosanoff's plants is considered further at the end of the species' description.

LEMOINE (1913 - as *Lithophyllum*) regarded *pustulatum* and *macrocarpum* as synonymous while HAMEL and LEMOINE (1953) united the species in *Dermatolithon pustulatum* but retained the bisporangial form as f. *macrocarpa*.

Apparently no author examined the type material of either *Melobesia pustulata* or *M. macrocarpa* until WOELKERLING, CHAMBERLAIN and SILVA (1985) described the type of *M. pustulata* and showed that the conceptacles had non-stepped roofs that were in the main only three cells deep and thus differ significantly both from *M. macrocarpa* as drawn by ROSANOFF (1866, pl. IV, fig. 15) and from plants illustrated by SUNESON (1943) as *Lithophyllum pustulatum*.

In summary, therefore, the plant described as *M. macrocarpa* by ROSANOFF has usually been subsumed in *Titanoderma pustulatum* and has not, until now, been recognised as a clearly distinct species.

## DESCRIPTION OF LECTOTYPE

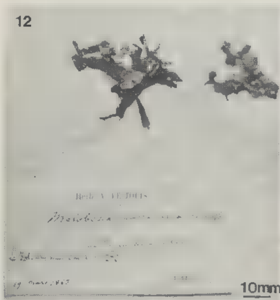
***Titanoderma macrocarpum*** (Rosanoff) comb. nov.

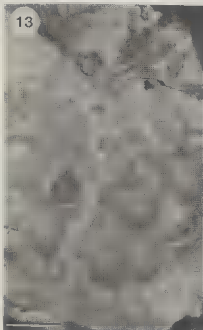
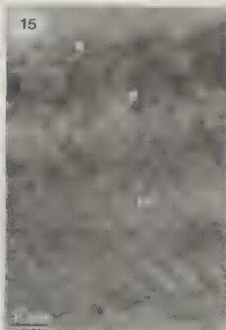
**Basionym** : *Melobesia macrocarpa* Rosanoff, 1866 : 74-75, pl. IV, figs. 4-8, 11-20.

**Nomenclatural synonyms** : *Dermatolithon pustulatum* f. *macrocarpa* (Rosanoff) Foslie, 1898 : 11.
*Dermatolithon macrocarpum* (Rosanoff) Foslie, 1900a : 14.
*Lithophyllum macrocarpum* (Rosanoff) Foslie, 1904 : 29.
*Lithophyllum pustulatum* f. *macrocarpa* (Rosanoff) Foslie, 1905 : 117.

**Further references** : ? *Lithophyllum macrocarpum* (Rosanoff) Foslie f. *typica* Foslie; ROSENVINGE, 1917 : 263.
? *Lithophyllum pustulatum* (Lamouroux) Foslie; SUNESON, 1943 : 39-43.
*Dermatolithon pustulatum* f. *macrocarpa* Rosanoff, HAMEL and LEMOINE, 1953 : 70.

**Excluded references** : FOSLIE (1900a, 1900b, 1904 and 1905) applied the


12
10mm

14
10µm

13

15

name *macrocarpum* incorrectly to a range of plants, but in such a way that the type was always included.

**Specimens** : ? *Lithophyllum macrocarpum*, coll. L.K. Rosenvinge, no. 2780, Trindelen, Kattegat, Denmark, 13 July 1892, 8 fathoms on *Phyllophora membranifolia*. (C ! There is no longer any identifiable *Titanoderma* present but ROSENVINGE (1917, p. 263) considered this to be his only certainly identified specimen under this name).

? *Lithophyllum pustulatum*, coll. S. Suneson, 26 July 1938, Bohuslän : Kristineberg Sorgrundsberget, Sweden, on *Phyllophora rubens*; a further collection is dated 30 June 1949. (LD ! and in Suneson's collection !).

**Excluded records** : *Melobesia macrocarpa* ? coll. H.G. Simmons, Iter Faeroënse 1895 no. 6671, Insula Strömö, Thorshavn, Faeores. 9 September 1895, 1/2 - 1 m, on *Chondrus* and *Gigartina*. (LUND ! TRH !) (= *Titanoderma pustulatum* agg.).

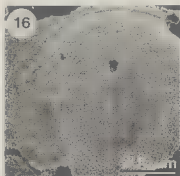
**Lectotype** : CHE ! Le Jolis Alg. Mar. Cherbourg no. 276, Rochers des Flamands, Cherbourg, Coll. 19 Mars 1863 on *Phyllophora rubens* (Figs. 12, 13). There are a number of isotypes in CHE.

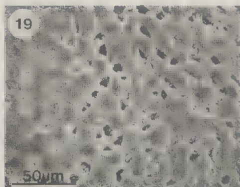
**Illustration** : ROSANOFF, 1866, pl. IV, figs. 4-6, 8, 11-20 as *Melobesia macrocarpa* (see Fig. 22).

The lectotype (Fig. 12) and isotypes comprise plants of *Phyllophora rubens* (syn. *P. crispa*) which bear pink plants of *T. macrocarpum*. The smooth, flat, robust-looking crusts (Fig. 13) are up to 5 µm diameter, 100 µm thick, they adhere closely to the host and adjacent crusts overlap only slightly. Conspicuous, domed, uniporate conceptacles (Figs. 13, 16) are frequent, old conceptacles either break out or become obliterated by renewed thallus growth. The conceptacles measure 500-700 µm external diameter and have an irregularly stepped roof surface (Fig. 19).

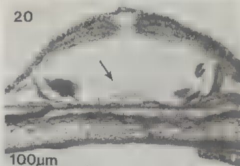
In vertical section the thallus has a margin composed of tall, sinuate hypothallial, and triangular epithallial cells, one to three isodiametric to vertically elongated perithallial cells develop in older parts of the thallus (Fig. 15), secondary pit connections (Fig. 21) are common but cell fusions were not seen. Cell dimensions (Tab. II) are as follows : hypothallial cells 26-78 µm high x 13-19.5 µm long; perithallial cells 13-46 µm long x 8-17 µm diameter; epithallial cells c. 6.5 µm diameter. Cell contents may be sparse in younger cells and concentrated mainly at the tops of the cells (Fig. 15); older cells may contain plentiful starch grains (Fig. 15). In surface view (Fig. 14) the elongated hypo-

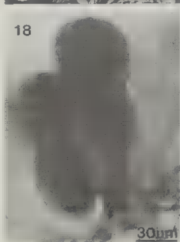
Figures 12-15. -- Lectotype specimen of *Titanoderma macrocarpum* (= *Melobesia macrocarpa*, Le Jolis, Alg. mar. Cherbourg no. 276 (CHE). Figure 13, detail from the type. Figure 14, surface view of a crust showing hypothallial cells (h) and epithallial concavities (e). Figure 15, VS of a crust showing hypothallial cells (h) which contain starch grains, perithallial cells (p) and epithallial cells (e).

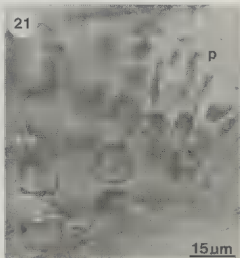

16


19
50µm


100µm
17


20
100µm


18
30µm


21
p
15µm

thallial cells are 15-20 µm long x 13-18 µm diameter; epithallial concavities are 2-5 µm long x 7-12 µm diameter.

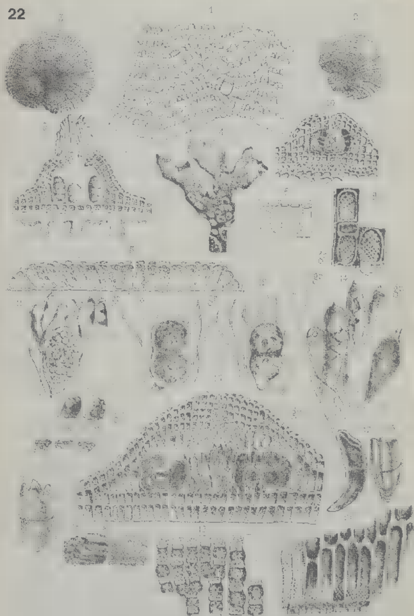
The bisporangial conceptacles (Figs. 13, 16, 17) are domed and measure 520-600 µm diameter x 190-210 µm high internally, remnants of a columella (Fig. 20) are apparent in the centre of the conceptacle floor and bisporangia, which are mainly shrivelled, occur peripherally. The roof (Figs. 17, 20, 21) is up to 100 µm deep, at the periphery the roof filaments are two to three cells long but they lengthen gradually towards the ostiole becoming up to five cells long, the ostiole itself is surrounded by small-celled filaments comprising papillae (Fig. 21). In the type material the columella remnants are quite insignificant (Fig. 20), however, ROSANOFF (1866, pl. IV, figs. 11-15; see Fig. 22) illustrated what was probably the freshly-collected material and showed abundant, apiculate, balloon-like cells forming both the columella and a lining on the under surface of the roof. Somewhat similar cells were seen in *Pneophyllum concollum* Y. Chamberlain (1983, fig. 60E) but have not been observed in other species of *Titanoderma*. On soaking, a few bisporangia (Fig. 18) swelled to possibly their original size and these measured 90-110 µm long x c. 50 µm wide.

The type plants of *T. macrocarpum* were collected in March and were reproducing abundantly with bisporangia. The plants were epiphytic on *Phyllophora* and were probably growing intertidally.

## RELATIONSHIP TO OTHER RECORDS

The type collection and two collections from southern England are the only firmly identified material of *T. macrocarpum*. This species and *T. pustulatum* have been somewhat indiscriminately recorded and authors have not even maintained ROSANOFF's (1866) original distinction that *T. macrocarpum* was the bisporangial form of *T. pustulatum*. The present investigation has shown that the two species are clearly distinguished on roof surface and anatomical characters and, with one exception, all examined populations subsequent to Rosanoff's that have been referred to *T. macrocarpum* have proved to belong to *T. pustulatum*. The exception is material from the waters between Sweden and Denmark referred to *Lithophyllum macrocarpum* by ROSENVINGE (1917) and *L. pustulatum* (syn. *L. macrocarpum*) by SUNESON (1943). SUNESON's description and illustrations (1943, figs. 22, 23; pl. VII, fig. 37) show that the roof is of similar structure to *T. macrocarpum* although even thicker, being up to seven

Figures 16-21. — Type specimen of *Melobesia macrocarpa*. Figure 16, Conceptacle. Figure 17, vertical fracture of conceptacle showing roof filaments (arrow) surrounding the ostiole. Figure 18, two bisporangia. Figure 19, detail of the irregularly capped roof surface with somewhat thickened cells (c). Figure 20, VS through conceptacle with remains of the balloon-like columella (arrow). Figure 21, VS of conceptacle roof filaments surrounding the ostiole, primary (1) and secondary (2) pit connections are visible, the small filaments (p) immediately round the ostiole are somewhat papillate.


Mém. de la Soc. Imp. des sc. nat. de Cherb. T. XII.
Pl. IV
22
Imp. Becquet à Paris

cells deep, and the thallus and reproductive dimensions are also similar except that the bisporangia are apparently smaller in Suneson's plants. Material loaned by Dr Suneson shows epiphytic plants very similar to *T. macrocarpum* although the conceptacles are somewhat conical rather than hemispherical. Scanning electron micrographs of the roof of Suneson's plants have shown that it is stepped although differing somewhat in appearance from *T. macrocarpum* with the cells often bearing a hair base. SUNESON (1943) reports that the thallus may become up to 8 cells deep with old conceptacles becoming buried whereas Rosanoff's material is all relatively thin and conceptacles appear mainly to break out rather than become buried; these roof surface and thallus differences may simply be a question of age. The most conspicuous difference appears to the presence of copious balloon-like cells lining the under surface of the roof and forming a prominent columella in ROSANOFF's drawing (1866, pl. IV, fig. 22) of *T. macrocarpum*. Only indistinct remnants of the columella persist in dried material but Suneson's slides and illustrations (SUNESON, 1943, fig. 22, 23) show a more or less filamentous columella and no under-roof cells which appear

Figure 22. — Plate from «Recherches anatomiques sur les Mélobésiées» by S. Rosanoff, 1866. Figs. 4-6, 8, 11-20, pertain to *Melobesia macrocarpa*. — «Fig. 4 - Frondes de *Melob. macrocarpa* (sur *Phyllophora rubens*). On voit que la plupart des frondules réniformes ont leur incisure dirigée du côté inférieur de la fronde du substratum (Grandeur naturelle). Fig. 5 - Coupe perpendiculaire au substratum d'une fronde de *Melob. macrocarpa* (Gross. de 350 diam.) Fig. 6 - Une pareille coupe, menée tangentiellement (Gross. de 350 diam). Fig. 8 - Trois cellules frondales du *M. macrocarpa*, vues d'en haut. Leurs parois supérieures sont très nettement ponctuées. L'incrustation très forte et la couche de chaux carbonatée qui tapisse la face intérieure des cellules frondales rend leurs cavités plus ou moins arrondies. (Gross. de 1050 diam.). Fig. 11 - État jeune d'un sporange de *M. macrocarpa*, entouré des paraphyses. La cellule-mère est remplie d'un contenu incolore plein de vacuoles, et on voit le commencement de la division transversale. (Gross. de 600 diam.). Fig. 12 - État plus avancé du sporange; le contenu est coloré en rose brunâtre clair; les petites vacuoles ont disparu, et on ne voit que la disposition du contenu granuleux en réseau; dans le voisinage de la cloison, qui se forme, se trouve (dans chaque loge) une vacuole elliptique, avec un nucleus excentrique. (Gross. de 600 diam.). Fig. 13 - Un sporange, qui s'est déjà divisé en deux loges dont le contenu est granuleux et rose intense (Gross . de 600 diam.) Fig. 14 - Plusieurs paraphyses d'un cystocarpe de *Melob. macrocarpa*; leur sommet est épaissi, mamilliforme et leur contenu offre une disposition en spirale. Deux des paraphyses offrent des trous à leur sommets. (Gross. de 600 diam.). Fig. 15 - Coupe verticale et centrale d'un cystocarpe de *Melob. macrocarpa*. (Gross. de 200 diam.). Fig. 16 - a, b , Sporanges, qui commencent à s'élever du fond d'un cystocarpe. Fig. 17 - Sporanges du *M. macrocarpa*, pris dans un échantillon desséché; a - vus de face, b - vus de côté. Fig. 18 - a, b, deux sporanges de la même espèce extraits d'un échantillon desséché. Fig. 19 - Une partie de la fronde désincrustée du *M. macrocarpa*; les cellules corticales sont très apparentes. Fig. 20 - Formation des paraphyses dans le *Melob. macrocarpa*; les cloisons inclinées transversales commencent à se dédoubler, les longues cellules montrent la ponctuation régulière : a avant, et b après la désincrustation. Les cellules de la couche, qui sert de base aux futures paraphyses, ont les parois verticales très épaisses dans leur moitié inférieure et minces dans la moitié supérieure. La partie mince correspond, selon moi, à l'étendue dans laquelle s'est fait l'accroissement dans le sens vertical. (Gross. de 600 diam.).»

to distinguish his material from Rosanoff's. Further differences are the oval epithallial cells at the crust margin in SUNESON's (1943, fig. 22A) plants as compared with triangular ones in *T. macrocarpum* and the fact that this species is probably intertidal whereas Swedish material comes from the lower subtidal; both were recorded from *Phyllophora* but Suneson found plants on a variety of other hosts.

In view of the geographical separation of their localities and the noted differences in structure, it seems best to regard Rosanoff's and the Swedish plants as distinct taxa for the present, but the many similarities suggest that they may prove to belong to the variation-range of a single species.

## TAXONOMIC IMPLICATIONS

This investigation shows that attempts to identify *Titanoderma* species solely on the basis of vegetative cell size and number, combined with conceptacle size,

| Character | | T.pustulatum | T.verrucatum | T.macrocarpum |
|---|---|---|---|---|
| maximum thallus thickness | | 215 | 70 | 100 |
| perithallial cells | number | 1-5 | 0 | 1-3 |
| | l | 19-40.5 | - | 13-46 |
| | d | 9.5-16.5 | - | 8-17 |
| hypothallial cells | l | 10.5-16 | up to 30 | 13-19.5 |
| | h | 32.5-92 | up to 75 | 26-78 |
| tetra/ bisporangial conceptacles | roof surface | non-stepped | stepped | stepped |
| | external diameter | c.425 | 310-350 | 500-700 |
| | internal diameter (d) | c.400 | c.200 | 520-600 |
| | internal height (h) | c.100 | c.130 | 190-210 |
| | number of roof cells | 3 | 3 | up to 5 |
| | thickness of roof (r) | c.50 | c.55 | up to 100 |

Table II. – Comparative features of the type specimens of ***Titanoderma pustulatum***, *T. verrucatum* and *T. macrocarpum*. (all measurements in µm taken in vertical section).

are inadequate. The importance of the stepped or non-stepped surface and anatomical structure of the conceptacle roof have proved to be definitive in this study with respect to the three species concerned; it must, however, be recognised, in a wider context, that a combination of as many characters as possible, both quantitative and qualitative, needs to be examined in order to distinguish species of *Titanoderma*. The relevant characters for *Titanoderma pustulatum*, *T. verrucatum* and *T. macrocarpum* are summarized in Table II.

As a practical matter, *T. pustulatum* and *T. macrocarpum* are virtually indistinguishable superficially and sectioning to determine the structure of the conceptacle roof is the easiest means of identification. *Titanoderma verrucatum* may be distinguished by its small conceptacles in the present context, but examination of a wide range of European material indicates that further, similarly small species of *Titanoderma* occur and to be certain of identification, conceptacle size and structure and thallus cell sizes need to be checked.

ACKNOWLEDGEMENTS

I am grateful to the curators at CN, CO, CHE, L, LD and TRH for permission to examine relevant herbarium material. I am very grateful to Dr Svante SUNESON for the loan of herbarium material and slides and for helpful correspondence; and to Dr Wm. J. WOELKERLING for critically reading the manuscript. I thank G. BREMER, J. HEPBURN and C. DERRICK for technical assistance. I acknowledge Natural Environmental Research Council (U.K.) Grant No. GR3 4818A.

REFERENCES

ARESCHOUG J.E., 1852 - Corallineae. *In* J.G. AGARDH (Ed.), *Species genera et ordines algarum* 2. Lund, pp. 506-576.

ARESCHOUG J.E., 1875 — Corallineae. *In* Observaciones phycologicae III. *Nova Acta Reg. Soc. Scient. Upsala* III, 10 : 363-368.

BATTIATO A., CINELLI F., CORMACI M., FURNARI G. and MAZZELLA L., 1982 — Studio preliminare della macroflora epifita della *Posidonia oceanica* (L.) Delile di una prateria di Ischia (Golfo di Napoli). *Naturalista Sicil.* S IV, VI (suppl.), 1 : 15-27.

CHAMBERLAIN Y.M., 1978a — Investigations of taxonomic relationships amongst epiphytic, crustose Corallinaceae: *In* D.E.G. IRVINE & J.H. PRICE (Eds) *Modern approaches to the taxonomy of red and brown algae*. London, pp. 223-246.

CHAMBERLAIN Y.M., 1978 - *Dermatolithon litorale* (Suneson) Hamel & Lemoine (Rhodophyta, Corallinaceae) in the British Isles. *Phycologia* 17 : 396-402.

CHAMBERLAIN Y.M., 1983 — Studies in the Corallinaceae with special reference to *Fosliella* and *Pneophyllum* in the British Isles. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Bot.)* 11 : 291-463.

CORMACI M. and FURNARI G., 1979 — Flora algale delle penisola della Maddalena (Siracusa). *Thalassia Salentina* 9 : 3-18.

CORMACI M., FURNARI G. and SCAMMACCA B., 1979 — Ricerche floristiche sulle alghe marine della Sicila orientale. *Boll. Accad. Gioenia* IV, 13 : 27-44.

CROUAN P.-L. and CROUAN H.-M., 1860 — Liste des algues découvertes dans le Finistère depuis la publication des algues de ce département en 1852. *Bull. Soc. Bot., France* 7 : 367-373.

CROUAN P.-L. and CROUAN H.-M., 1867 — *Florule du Finistère*. Brest.

DAWSON E.Y., 1955 — Preliminary working key to the living species of *Dermatolithon*. *In Essays in the natural sciences in honor of Captain Allan Hancock*. Los Angeles, Univ. southern Calif. Press, pp. 271-277.

DE TONI G.B., 1905 — *Sylloge Algarum Omnium Hucusque Cognitarum* Vol. 4, *Sylloge Floridearum*. Sec. 4. Padova, pp. 1523-1973.

FOSLIE M.H., 1898 — List of species of the Lithothamnia. *Kongel. Norske Vidensk. Selsk. Skr. (Trondheim)* 1893 (3) : 1-11.

FOSLIE M.H., 1900a («1899») — Remarks on Melobesieae in herbarium Crouan. *Kongel. Norske Vidensk. Selsk. Skr. (Trondheim)* 1899 (7) : 1-16.

FOSLIE M.H., 1900b — Revised systematical survey of the Melobesieae. *Kongel. Norske Vidensk. Selsk. Skr. (Trondheim)* 1900 (5) : 1-22.

FOSLIE M.H., 1904 — Die Lithothamnien des Adriatischen Meeres und Marokkos. *Wiss. Meeresunters N.F. (Abt. Helgoland)* 7 (1) : 1-40.

FOSLIE M.H., 1905 — Remarks on northern Lithothamnia. *Kongel. Norske Vidensk. Selsk. Skr. (Trondheim)* 1905 (3) : 1-138.

GARBARY D., 1978 — An introduction to the scanning electron microscopy of red algae. *In* D.E.G. IRVINE & J.H. PRICE (Eds.), *Modern approaches to the taxonomy of red and brown algae*. pp. 205-222. London.

HAMEL G. & LEMOINE P., 1953 («1952») — Corallinacées de France et d'Afrique du Nord. *Arch. Mus. Natl. Hist. Nat. Paris* VII, 1 : 17-131.

HARVEY W.H., 1849 — *A manual of the British algae*. London.

HARVEY W.H., 1851 — *Phycologia britannica*, plate CCCXLVII. London.

JOHNSON T. & HENSMAN R., 1899 — A list of Irish Corallinaceae. *Scient. Proc. Roy. Dubl. Soc.* 11, 9 : 22-30.

KÜTZING F.T., 1849 — *Species algarum*. Leipzig.

KÜTZING F.T., 1869 — *Tabulae phycologicae* XIX. Nordhausen.

KYLIN H., 1956 — *Die Gattungen der Rhodophyceen*. Lund.

LAMOUROUX J.V.F., 1812 — Extrait d'un mémoire sur la classification des polypiers coralligènes non entièrement pierreux. *Nouv. Bull. Sci. Soc. Philom., Paris* 3 (63) : 181-188.

LAMOUROUX J.V.F., 1816 — *Histoire des polypiers coralligènes flexibles, vulgairement nommés zoophytes*. Caen.

LE JOLIS A., 1863 — Liste des algues marines du Cherbourg. *Mem. Imp. Soc. Sci. Nat. Cherbourg* 10 : 1-168.

LEMOINE P., 1913 — Mélobésiées de l'ouest de l'Irlande (Clew Bay). *Arch. Mus. Natl. Hist. Nat. Paris* V, 5 : 121-145.

LEMOINE M., 1971 («1970») — Apparition de la structure monostromatique dans un thalle épais de *Dermatolithon* (Mélobésiées, Corallinacées). *Bull. Soc. Bot. France* 117 : 547-562.

MAZZA A., 1917 — Saggio di algologia oceanica. *Nuova Notarisia* 28 : 176-239.

PARKE M. & DIXON P.S., 1976 — Check list of British marine algae - third revision. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 56 : 527-594.

ROSANOFF S., 1866 – Recherches anatomiques sur les Mélobésiées. *Mem. Soc. Imp. Sci. Nat. Cherbourg* 12 : 1-112.

ROSENVINGE L.K., 1917 – The marine algae of Denmark. Part 2. Rhodophyceae 2 (Cryptonemiales). *Kongel. Danske Vidensk.-Selsk. Skr.* VII, 7 : 155-283.

SUNESON S., 1943 – The structure, life history and taxonomy of Swedish Corallinaceae. *Acta Univ. Lund.* II, 39 : 1-66.

SUNESON S., 1982 – The culture of bisporangial plants of *Dermatolithon litorale* (Suneson) Hamel et Lemoine (Rhodophyta, Corallinaceae). *Brit. Phycol. J.* 17 : 107-166.

VAN DER BEN D., 1969 – Les épiphytes des feuilles de *Posidonia oceanica* sur les côtes françaises de la Méditerranée. *Proc. Int. Seaweed Symp.* 6 : 79-84.

WOELKERLING W.M.J., CHAMBERLAIN Y.M. & SILVA P.C., 1985 – A taxonomic and nomenclatural reassessment of *Tenarea*, *Titanoderma* and *Dermatolithon* (Corallinaceae, Rhodophyta) based on studies of type and other critical specimens. *Phycologia* 24 : 317-337.

*Cryptogamie, Algologie 1986, 7 (3) : 215-229*



# ANOMALIES DU DÉVELOPPEMENT CHEZ *ANTITHAMNIONELLA SARNIENSIS* (RHODOPHYCEAE, CERAMIACEAE).

## II : nature des individus issus des tétraspores

Francis MAGNE*

RÉSUMÉ. – Vingt souches de la Céramiacée *Antithamnionella sarniensis* Lyle, préparées à partir d'individus de nature tétrasporophytique récoltés en des endroits variés du littoral français de l'Atlantique et de la Manche, ont été étudiées en culture. Dans des conditions identiques, leurs tétraspores ont fourni, soit des gamétophytes – ce qui implique pour l'espèce un cycle de développement trigénétique normal – soit directement des tétrasporophytes; ces derniers sont dans une proportion qui varie de 0 à 100 % selon les souches. L'étude caryologique ($n$ = ca. 34; $2n > 60$) montre que ces tétrasporophytes, résultant d'une tétrasporophytogenèse directe, sont diploïdes et sont donc consécutifs à une apoméiose. Leur proportion dans les descendances donne une estimation de la fréquence de tétrasporophytogenèse (FT). Des cultures expérimentales en conditions contrôlées montrent que la FT peut être considérée comme indépendante de la photopériode et de l'intensité lumineuse, et faiblement dépendante de la température. En outre, la FT est sensiblement stable chez une même souche ainsi que chez les descendants directs de celle-ci; en conséquence, la FT est considérée comme une caractéristique de nature génétique. Les implications de la FT dans la biologie de l'espèce sont discutées, relativement à la dominance des tétrasporophytes dans les populations naturelles, à la structure de celles-ci, à la possibilité d'un passage du cycle normal à un cycle direct ne comportant que des tétrasporophytes. L'éventuelle prise en compte d'une telle caractéristique chez les algues susceptibles d'aquaculture est signalée.

ABSTRACT. – Twenty strains of the ceramiaceous alga *Antithamnionella sarniensis* Lyle, obtained from individuals of tetrasporophytic nature collected in various places of the French coasts of the Atlantic Ocean and the Channel, have been studied in culture. Under the same conditions, their tetraspores gave gametophytes (implying a normal trigenic life cycle in the species) or tetrasporophytes. The latter are present at rates varying from 0 % to 100 % depending on the strains. According to the caryological study ($n$ = ca. 34; $2n > 60$), these direct tetrasporophytes [redacted] diploid and considered to be produced by apomeiosis. Their rates in the progenies give an estimation of the frequency of direct tetrasporophytogenesis (FDT). Experimental cultures in monitored conditions show that the FDT may be considered as independent on the photoperiod and the light intensity, and slightly depen-

* Université Pierre et Marie Curie, Laboratoire de Biologie végétale marine, 7 Quai Saint-Bernard, 75252 Paris Cedex 05.

dent on the temperature. It is argued that FDT is stable in a given strain and its progeny; consequently, the FDT is considered as a genetic character. The implications of the FDT in the biology of the species are discussed, according to the dominance of the tetrasporophytes in natural populations, the population structure, the possibility of evolution of the actual life cycle towards a direct life cycle comprising only tetrasporophytes. The eventual consideration of such a characteristic in aquaculture management is mentioned.

MOTS CLÉS : Rhodophyta, cultures expérimentales, cycles de développement, *Antithamnionella sarniensis*, fréquence de tétrasporophytogenèse directe, apoméiose, biologie des populations, aquaculture.

## INTRODUCTION

Une précédente publication (MAGNE, 1986) a souligné l'incertitude qui règne au sujet du cycle de développement de l'*Antithamnionella sarniensis* Lyle. Alors que dans la nature cette espèce semble être représentée presque exclusivement par des tétrasporophytes, les cultures auxquelles elle a donné lieu (SUNDENE, 1964; von STOSCH, 1969; L'HARDY-HALOS, 1985 et 1986) amènent au contraire à conclure qu'elle possède un cycle trigénétique de type *Polysiphonia*.

Une reprise de son étude en culture a conduit à la mise en évidence d'anomalies frappant la formation des tétraspores et les premiers stades du développement des plantules (dont une, dite «anomalie de segmentation des tétrasporocystes» : MAGNE, 1986). Elle a montré en outre qu'une autre anomalie affecte la nature des individus issus des tétraspores : alors que dans un cycle normal ceux-ci sont des gamétophytes, ici les tétraspores, pour une partie d'entre elles, se développent directement en nouveaux tétrasporophytes. L'existence de ce phénomène, tout d'abord annoncée dans une communication devant la Société Phycologique de France (MAGNE et BIDOUX, 1981), a été constatée ensuite chez la même espèce par L'HARDY-HALOS (1985, 1986).

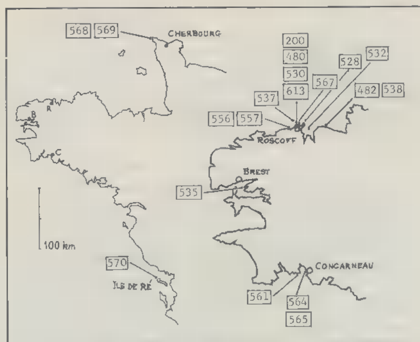
Le présent travail s'est proposé de déterminer les caractéristiques de ce phénomène, en étendant son étude à des souches nombreuses et d'origine aussi diverse que possible, ainsi qu'en précisant l'influence des principaux facteurs du milieu. On a, dans chaque cas, retenu pour critère la composition de la descendance issue directement des tétrasporophytes.

L'ensemble des résultats obtenus justifie la présente publication.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

18 souches d'*Antithamnionella sarniensis* ont été préparées à partir de matériel sauvage et entretenues uniquement par bouturage selon des techniques exposées précédemment (MAGNE, 1986).

Les individus d'origine, identifiés à l'aide des critères proposés par L'HARDY-HALOS (1968), ont été récoltés à mer basse ou par dragage et proviennent de




Carte — Origine géographique des différentes souches.

localités variées de la Manche et de l'Atlantique allant du Cap de la Hague à l'Ile de Ré (cf. carte). Dans le cas où plusieurs souches sont originaires d'une même localité, on a veillé à ce que les individus d'origine soient séparés par plusieurs mois dans le temps ou bien, si les récoltes ont eu lieu le même jour, par une distance de plusieurs mètres sur le terrain. Les numéros d'identification de ces souches, ainsi que leurs dates et lieux d'origine, sont portés sur le Tableau I.

Deux autres souches sont venues en complément. L'une (nº 200 bis) est issue du développement direct d'une tétraspore de la souche 200. L'autre est la souche préparée en 1954 à Roscoff par H.A. von STOSCH, utilisée par lui-même (1969) et incluse dans la collection de notre laboratoire sous le nº 613.

Les cultures ont été faites en milieu E.S. PROVASOLI «maigre» (cf. MAGNE, 1986), dans des conditions de température de 14, 16, 18 ou 20°C et des conditions de lumière (toujours de type fluorescent «blanc industrie») d'une intensité de 8, 11, 14 ou 20 $\mu E\ m^{-2}\ s^{-1}$ avec des photopériodes de 8 h (jour court ou JC), 12 h (jour moyen ou JM) ou 16 h (jour long JL).

Les cultures sont poursuivies jusqu'à la production de tétraspores; parmi les populations de plantules qui en dérivent, 100 d'entre elles sont prélevées

| SOUCHES date et lieu d'origine | N° | DESCENDANCE OBSERVÉE T | G | total |
|---|---|---|---|---|
| 1.VIII.1976 - Ile Verte* | 200 | 77 | 23 | 100 |
| (issue de 200) | 200bis | 83 | 17 | 100 |
| 13.X.1981 - Ile Verte* | 480 | 87 | 13 | 100 |
| 14.X.1981 - Beg an Fry | 482 | 0 | 100 | 100 |
| 3.X.1983 - Pighet** | 528 | 0 | 100 | 100 |
| 4.X.1983 - Ile Verte* | 530 | 73 | 27 | 100 |
| 6.X.1983 - Le Béclem** | 532 | 98 | 2 | 100 |
| 7.X.1983 - Le Caro | 535 | 7 | 93 | 100 |
| 8.X.1983 - Chenal de Batz* | 537 | 0 | 100 | 100 |
| 9.X.1983 - Beg an Fry | 538 | 69 | 15 | 84 (1) |
| 21.X.1983 - Santec | 556 | 79 | 21 (2) | 100 |
| 21.X.1983 - Santec | 557 | 96 | 4 | 100 |
| 22.X.1983 - Beg Meil | 561 | 18 | 82 | 100 |
| 23.X.1983 - Concarneau | 564 | 100 | 0 | 100 |
| 23.X.1983 - Concarneau | 565 | 31 | 69 | 100 |
| 26.X.1983 - Vivier S.B.R.* | 567 | 36 | 64 | 100 |
| 8.XI.1983 - Goury | 568 | 49 | 51 | 100 |
| 8.XI.1983 - Goury | 569 | 49 | 51 | 100 |
| 16.IX.1981 - Ile de Ré | 570 | 28 | 68 | 96 (3) |
| 1954 - Roscoff*** | 613 | 25 | 75 | 100 |

* Localités situées devant la Station Biologique de Roscoff
** Localités situées dans la Baie de Morlaix
*** Souche originale de H.A. von Stosch
(1) Auxquels il faut ajouter 16 individus restés stériles
(2) Comprenant 1 individu portant à la fois des procarpes et des tétrasporocystes
(3) Auxquels il faut ajouter 4 individus restés stériles

Tableau I. – Descendance des souches étudiées : composition en tétrasporophytes (T) et gamétophytes (G) de lots de 100 individus issus de tétraspores formées à 20°C en JM et sous une énergie de 20 $\mu E\ m^{-2}\ s^{-1}$.

au hasard alors qu'elles n'ont encore que 1 à 3 mm de haut puis elles sont transférées individuellement en piluliers et cultivées jusqu'à formation d'organes reproducteurs. Ceux-ci, identifiés *in vitro* sous la loupe binoculaire ou le microscope, permettent de déterminer la nature – gamétophytique ou tétrasporophytique – des descendants.

L'étude caryologique a été conduite selon la technique précédemment indiquée (MAGNE, 1986).

## RÉSULTATS

### 1. Nature des souches utilisées

Tous les individus d'*A. sarniensis* récoltés dans la nature au cours de ce travail étaient stériles. Toutefois, les 18 souches préparées ont par la suite, en culture, porté des tétrasporocystes à l'exclusion de tout autre organe de reproduction, montrant que tous les individus retenus comme origine étaient en fait de nature tétrasporophytique. Il en a été de même pour la souche (ici sous le n° 613) préparée par von STOSCH (von STOSCH, 1969), et pour la souche n° 200bis, également tétrasporophytique bien qu'elle soit issue directement d'une tétraspore.

### 2. Composition de la descendance des tétrasporophytes

L'analyse de la composition de la descendance des tétrasporophytes a montré de façon évidente qu'un certain nombre de tétraspores produites par ceux-ci donnent bien des gamétophytes semblables aux tétrasporophytes comme il est de règle chez les Rhodophycées à cycle de type *Polysiphonia*, mais que d'autres se développent directement en nouveaux tétrasporophytes.

L'étude méthodique des descendances des tétrasporophytes des 20 souches disponibles, cultivées toutes dans les mêmes conditions (température de 20°C, photopériode de jour moyen, éclairement d'énergie 20 $\mu$E $m^{-2}$ $s^{-1}$) montre que la proportion de tétraspores redonnant directement des tétrasporophytes varie d'une souche à l'autre (Tableau I).

Précédemment (MAGNE, 1986), on a vu que, chez toutes les souches, de très nombreuses tétraspores sont frappées de monstruosité mais qu'un certain nombre d'entre elles parviennent malgré cela à former un cladome de morphologie normale; ce dernier porte alors le plus souvent à sa base l'embryon monstrueux encore appendu témoignant d'une intervention de l'anomalie de segmentation du tétrasporocyste. Il a paru intéressant de rechercher si la proportion des tétraspophytes, parmi les plantules frappées d'anomalie, était la même que dans l'ensemble de la descendance. Pour cela, au cours de l'analyse de la descendance de trois de ces souches, des individus marqués par la présence d'un embryon monstrueux à leur base ont fait l'objet d'un décompte particulier. Les résultats sont reportés sur le Tableau II.

| SOUCHE | NOMBRE D'INDIVIDUS | DESCENDANCE OBSERVÉE | |
|---|---|---|---|
| | | T | G |
| 528 | 12 | 0 | 12 |
| 532 | 12 | 12 | 0 |
| 561 | 14 | 1 | 13 |

Tableau II. - Nature d'individus provenant d'embryons monstrueux (mêmes conditions que Tab. I).

### 3. Action des facteurs externes.

On peut supposer que la production de tétraspores conduisant directement à de nouveaux tétrasporophytes est influençable par les facteurs de l'environnement. Afin de vérifier cette hypothèse, deux séries de cultures expérimentales ont été entreprises.

| TEMPÉRATURE | PHOTOPÉRIODE | DESCENDANCE OBSERVÉE | | |
|---|---|---|---|---|
| | | T | G | Total |
| 20°C | JL | | | |
| | JM | 77 | 23 | 100 |
| | JC | | | |
| 18°C | JL | | | |
| | JM | 89 | 11 | 100 |
| | JC | | | |
| 16°C | JL | 90 | 10 | 100 |
| | JM[1] | 94 | 6 | 100 |
| | JC | | | |
| 14°C | JL | 87 | 13 | 100 |
| | JM | 83 | 17 | 100 |
| | JC | 78 | 22 | 100 |

(1) Cette expérience, recommencée un an plus tard, a donné comme résultat 95 tétrasporophytes et 5 gamétophytes.

Tableau III. — Action de la température et de la photopériode sur la composition de la descendance. Souche n° 200; éclairement d'énergie 20 $\mu$E m$^{-2}$ s$^{-1}$.

La première, destinée à mettre en évidence une éventuelle influence de la température, a consisté à déterminer la composition de la descendance d'une souche (n° 200) à partir de tétraspores formées à des températures de 14, 16, 18 ou 20°C sous une lumière d'énergie constante de 20 $\mu$E m$^{-2}$ s$^{-1}$ en conditions JC, JM ou JL. Par mesure de précaution, seules ont été utilisées les tétraspores produites par des thalles eux-mêmes développés entièrement dans les mêmes conditions.

La seconde série de cultures, visant à démasquer une action possible de l'intensité lumineuse, a consisté à déterminer la composition de la descendance de la souche 200 bis à partir de tétraspores formées à 20°C, en condition JM, sous éclairement d'une valeur énergétique de 8, 11, 14 ou 20 $\mu$E m$^{-2}$ s$^{-1}$. Comme au cours de l'expérience précédente, des précautions ont été prises pour que les thalles géniteurs aient effectué tout leur développement sous les conditions employées.

Les résultats sont reportés respectivement sur les Tableaux III et IV.

| INTENSITÉ D'ÉCLAIREMENT (en $\mu E.m^{-2}.s^{-1}$) | DESCENDANCE OBSERVÉE | | |
|---|---|---|---|
| | T | G | Total |
| 8 | 76 | 24 | 100 |
| 11 | 79 | 21 | 100 |
| 14 | 78 | 22 | 100 |
| 20 | 83 | 17 | 100 |

Tableau IV. — Action de l'intensité d'éclairement sur la composition de la descendance. Souche n° 200 bis; température 20°C; photopériode JM.

### 4. Observations sur le comportement des souches.

Durant le déroulement de ce travail, des observations accumulées ont conduit à mettre en évidence, parmi les souches utilisées, des différences de comportement réelles bien que difficiles à quantifier; elles concernent surtout l'aptitude à la formation de tétraspores (fécondité) ainsi que la rapidité de celle-ci (précocité).

Alors que la plupart des souches forment des tétraspores en grande quantité, d'autres au contraire, dans les mêmes conditions, en forment très peu; chez certaines cette production se fait rapidement, alors que chez d'autres elle ne s'obtient qu'après une durée de culture bien plus longue, toutes autres conditions étant identiques. On peut dire également que ces tendances se retrouvent en général dans la descendance, mais pas nécessairement au même degré chez tous les individus. Ainsi, les souches 538 et 570 se sont révélées très «paresseuses» et, parmi leurs descendants directs, certains sont restés obstinément stériles en dépit de renouvellements réitérés du milieu et de transferts dans d'autres conditions de lumière et de température. A l'inverse, la souche 200 est l'une des plus fécondes et des plus hâtives; de plus, l'un de ses descendants directs (tétrasporophyte né d'une tétraspore) s'est fait remarquer par les mêmes qualités poussées à un degré plus élevé encore et a constitué l'origine de la souche 200 bis, la plus performante de toute la série.

### 5. Étude caryologique.

Des dénombrements de chromosomes ont été entrepris sur des apex de cladomes montés *in toto* en préparations permanentes colorées par la méthode de Feulgen. Ils se sont heurtés à des difficultés matérielles importantes dues à la petite taille des noyaux, dont le diamètre est d'environ 6 µm en fin de prophase, le stade le plus favorable.

Les résultats montrent que les gamétophytes rencontrés dans la descendance (des souches 200, 200 bis et 557) présentent un nombre de chromosomes

compris entre 30 et 40, le nombre le plus vraisemblable paraissant être n = 34, tandis que les tétrasporophytes d'origine, ainsi que les tétrasporophytes présents dans la descendance (des souches 200 et 200 bis), possèdent un nombre de chromosomes largement supérieur à 60.

Les dénombrements demanderaient à être étendus aux autres souches et à leurs descendants mais en attendant, les présents résultats, bien qu'imparfaits, sont suffisants pour affirmer que les tétrasporophytes issus directement de tétraspores sont diploïdes.

Parallèlement, une étude des divisions nucléaires dans les tétrasporocystes a été conduite, à la fois sur des représentants de la souche 528 dont les tétraspores n'ont donné que des gamétophytes, et sur des représentants de la souche 564 dont les tétraspores n'ont donné que des tétrasporophytes. Cette étude comparative n'a pu encore être menée à son terme par défaut d'un nombre suffisant de figures de fin de prophase de 1ère division. Elle a toutefois permis de constater qu'au début de cette même prophase les filaments chromatiques présentent des signes évidents d'appariement (synapsis) chez la première souche mais non chez la seconde.

## DISCUSSION

### 1. Le cycle de développement de l'*A. sarniensis*.

En montrant que, chez l'*A. sarniensis*, une partie au moins des tétraspores se développent en gamétophytes semblables aux tétrasporophytes, les résultats du présent travail confirment la conclusion des travaux antérieurs selon laquelle cette espèce présente fondamentalement un cycle de développement de type *Polysiphonia*. Ils confirment en outre le fait, annoncé par nous-même (MAGNE et BIDOUX, 1981) puis retrouvé par L'HARDY-HALOS (1985), que les autres tétraspores se développent directement en nouveaux tétrasporophytes. Ce dernier phénomène, qui doit être assimilé à une anomalie du cycle de développement, sera désigné ici par le terme de **tétrasporophytogenèse directe** des tétrasporophytes, à préférer à celui, ambigu, de tétrasporogenèse directe des sporophytes proposé par L'HARDY-HALOS (*op. cit.*).

### 2. La tétrasporophytogenèse directe des tétrasporophytes.

La production directe de tétrasporophytes à partir de tétraspores est déjà connue chez les Algues rouges. Depuis longtemps, on admet que certaines espèces ne sont représentées que par des tétrasporophytes dont les tétraspores redonnent de nouveaux tétrasporophytes. Ceci a effectivement été prouvé par des cultures chez un certain nombre d'espèces : *Fauchea laciniata* (WEST et NORRIS, 1966), *Heterosiphonia densiuscula* (WEST, 1970 a), *Rhodochorton concrescens* (WEST, 1970 b), *Acrochaetium proskaueri* (WEST, 1972), *Fosliella farinosa* (CHAMBERLAIN, 1977), *Rhodochorton membranaceum* (WEST, 1979), *Dermatolithon litorale* (SUNESON, 1982), *Lomentaria orcadensis* (FORAN et GUIRY, 1983) et *Hildenbrandia rubra* (FLETCHER, 1983).

Toutefois, le phénomène étudié dans le présent travail diffère de celui qui se manifeste chez les espèces ci-dessus citées, en ce que, chez *A. sarniensis*, les tétraspores conduisant directement à des tétrasporophytes apparaissent sporadiquement parmi les tétraspores normales, et en mélange avec celles-ci sur les mêmes individus. Un tel comportement a, lui aussi, été signalé chez des Rhodophycées en culture : pour la première fois chez *Callithamnion corymbosum* par HASSINGER-HUIZENGA (1952), puis chez un *Callithamnion* sp. par WEST et NORRIS (1966), chez des *Iridea* (sous le nom de *Gigartina* : KIM, 1976), enfin chez *Atractophora hypnoides*, *Schmitzia hiscockiana* et *Gloiosiphonia capillaris* par MAGGS (1985). Sans doute en est-il de même chez le *Ptilota serrata* à Terre-Neuve, comme on peut le penser à la lecture d'un résumé de WHITTICK (1984).

L'intensité de la tétrasporophytogenèse directe de nature sporadique peut être exprimée par une **fréquence de tétrasporophytogenèse** définie par la proportion des tétrasporophytes issus directement des tétraspores.

### 3. La fréquence de tétrasporophytogenèse et les facteurs du milieu.

Les résultats apparents sur les Tableaux III et IV montrent que la fréquence de tétrasporophytogenèse est une caractéristique indépendante dans une assez grande mesure des conditions d'ambiance les plus courantes. Ainsi, elle n'est pas sensible à l'intensité de l'énergie fournie. Le calcul statistique appliqué aux données du Tableau III donne

$$\chi^2 = 1{,}55, \quad \text{soit} \quad \alpha > 0{,}50.$$

Elle n'est pas sensible non plus à la photopériode. Le traitement statistique des résultats obtenus à 16° en JL et JM d'une part, à 14° en JL, JM et JC d'autre part (Tableau III), donne respectivement

$$\chi^2 = 1{,}08 \quad \text{soit} \quad \alpha = \text{ca. } 0{,}30.$$

$$\text{et} \quad \chi^2 = 2{,}83 \quad \text{soit} \quad \alpha > 0{,}30.$$

Enfin, elle n'est que légèrement sensible à la température, les températures de 16° et 18°C semblant les plus favorables. C'est au moins ce que paraît confirmer le calcul statistique appliqué aux résultats obtenus en JM à 14, 16, 18 et 20°C (Tableau III), pour lesquels il donne

$$\chi^2 = 13{,}31 \quad \text{soit} \quad \alpha < 0{,}01.$$

Il faut toutefois noter que cette influence reste de nature stimulatrice et ne peut être tenue pour responsable de l'apparition de la tétrasporophytogenèse.

En résumé, les résultats obtenus ici tendent, dans leur ensemble, à faire considérer cette dernière comme une caractéristique relativement indépendante de l'environnement.

D'autres auteurs, à propos d'autres espèces, seraient plutôt d'un avis différent. Ainsi WHITTICK (1984), qui a constaté dans les populations de *Ptilota serrata* de Terre-Neuve une dominance de tétrasporophytes, pense que ceci est dû à ce que la méiose dans les tétrasporocystes n'est que facultative et que ce phénomène est sous contrôle de l'environnement. De son côté, MAGGS (1985) fait état, chez *Atractophora hypnoides*, *Schmitzia hiscockiana* et *Gloiosiphonia*

*capillaris*, au cours de la production directe de tétrasporophytes que manifestent ces algues en culture, d'une influence des facteurs de l'environnement; en particulier, les photopériodes courtes en augmenteraient la proportion. Ces très intéressantes contributions ne pourront être valablement discutées que lorsqu'on disposera des arguments et des preuves des auteurs, car elles ne sont encore qu'à l'état de résumés. Toutefois, elles laissent déjà supposer que la question de la tétrasporophytogenèse directe est complexe et ne peut se ramener au cas d'une seule espèce.

### 4. La fréquence de tétrasporophytogenèse, caractéristique de nature génétique.

Le présent travail apporte trois résultats importants.

Tout d'abord, il montre que la fréquence des tétrasporophytes dans la descendance semble se comporter comme un caractère stable chez une souche donnée. L'ensemble des résultats obtenus sur les souches 200 et 200 bis (cf. tableaux I, II et IV) montre en effet qu'une même souche, soumise à plusieurs reprises à l'analyse de descendance, fournit toujours des résultats d'un même ordre de grandeur, même à une année d'intervalle (cf. note (1), tableau III), et même dans des conditions d'environnement variées. Bien que des recherches comparables n'aient pas été entreprises sur chacune des autres souches, on peut penser que chez elles, et sous réserve d'une confirmation ultérieure, la fréquence de tétrasporophytogenèse qui leur est propre est également un caractère stable.

L'HARDY-HALOS (1985, p. 96) n'est pas parvenue au même résultat puisque selon elle, chez la même espèce, «.. le pourcentage de tétraspores directes (...) s'accroît au cours du vieillissement des thalles...». Il n'est malheureusement pas possible de discuter cette très intéressante notion. Tout d'abord parce que le présent travail a été basé essentiellement sur des thalles en plein développement; ensuite parce que, ni dans la publication citée ci-dessus, ni dans la suivante (L'HARDY-HALOS, 1986) qui traite du même sujet, ne figurent de renseignements sur la méthode utilisée pour établir l'existence de ce phénomène, sur le critère d'appréciation d'abondance, ni même sur les conditions de culture.

Un autre résultat se dégage de la comparaison qui peut être faite, sur le Tableau I, des résultats obtenus dans des conditions identiques, d'une part par la souche 200, d'autre part par la souche 200 bis qui en dérive directement par développement d'une de ses tétraspores apoméiotiques : la fréquence de tétrasporophytogenèse se transmet quasi-inchangée des parents aux descendants directs par voie de mitose; là encore, on peut penser que cette propriété n'est pas limitée à la souche 200 et qu'elle se retrouvera chez les autres souches étudiées.

Enfin, ce travail montre que la valeur de la fréquence de tétrasporophytogenèse peut être différente d'une souche à l'autre et qu'elle peut varier (tableau I) de 0 % (souches 482, 528 et 537) à 100 % (souche 564) en passant par des valeurs intermédiaires très diverses : 7 %, 18 %, 25 %, ca. 30 %, ca. 80 %, 98 %. On ne peut actuellement préciser l'amplitude de variation de ces valeurs pour les différentes souches. Celles-ci, à l'exception des souches 200 et 200 bis, n'ont en effet été l'objet que d'une seule analyse de descendance. Toutefois, le fait que

les résultats de cette dernière ont été obtenus à partir d'un échantillonnage non négligeable, et que d'autre part l'exemple des souches 200 et 200 bis, où la tétrasporophytogenèse s'est révélée relativement stable, risque d'être transposable aux autres, incline à penser que ces différentes valeurs ont une signification et que très vraisemblablement, lorsque des investigations plus étendues auront permis de les définir plus étroitement, elles permettront de caractériser différentes lignées.

Ainsi, la fréquence de tétrasporophytogenèse, par sa stabilité chez une même souche, sa relative indépendance des paramètres de l'environnement, [redacted] variabilité d'une souche à une autre, sa transmissibilité par voie de mitose, doit être considérée comme l'expression d'un caractère génétique dont il faudra, pour le moins, étudier la transmission au cours de la reproduction sexuée.

### 5. Tétrasporophytogenèse directe et apoméiose.

L'existence de tétraspores se développant directement en tétrasporophytes ne peut se concevoir que si leur formation s'est faite sans intervention de la méiose. En fait, ainsi que l'a remarqué DIXON (1973, p. 190), – remarque qui reste encore valable –, cette hypothèse qui [redacted] été souvent avancée n'a reçu de confirmation cytologique sérieuse qu'à propos du *Dermatolithon litorale* (SUNESON, 1950); encore s'agit-il là d'un cas un peu particulier, l'espèce présentant des bispores (uninucléées) et non des tétraspores.

Les résultats de l'étude caryologique d'*A. sarniensis* montrent, par le dénombrement des chromosomes, que les tétrasporophytes issus directement des tétraspores sont diploïdes tout comme les individus qui ont produit les tétraspores, et par l'étude des cinèses dans les tétrasporocystes concernés, que la première de celles-ci ne présente pas au cours de la prophase le stade synapsis qui est l'une des caractéristiques d'une division méiotique. Ce sont là des preuves convergentes montrant que la production de tétraspores à l'origine d'une tétrasporophytogenèse directe s'effectue sans méiose. Bien que ces preuves ne concernent que cinq des souches étudiées, elles autorisent à penser qu'il doit en être de même pour toutes les autres qui présentent le même phénomène. Si le cas du *Dermatolithon litorale* signalé ci-dessus peut être mis à part, le présent travail constitue la première démonstration cytologique d'une formation apoméiotique de tétraspores.

On peut raisonnablement penser que la formation apoméiotique des tétraspores est la cause première de la tétrasporophytogenèse directe et, en retour, que la fréquence des tétrasporophytes dans les descendances peut fournir une estimation de la **fréquence d'apoméiose**. Tel est le point de vue qui a été adopté dans le cours du présent travail. On doit toutefois se demander si, dans le cas particulier de l'*A. sarniensis*, cette donnée est réellement fiable. Ainsi que cela a été rappelé déjà, chez cette espèce en effet de très nombreuses plantules ne peuvent atteindre l'état adulte que si elles parviennent à se dégager des monstruosités consécutives à l'anomalie de segmentation des tétrasporocystes; on peut craindre que celle-ci ne s'accompagne d'une action de sélection sur l'une

ou l'autre des catégories d'individus (gamétophytes ou sporophytes), ce qui en modifierait la proportion dans les descendances. Il n'y a pour le moment pas de réfutation directe possible de cette objection; toutefois, son éventualité ne semble pas à craindre. En effet, comme le montre la comparaison des résultats portés Tableau II à ceux du Tableau I relatifs aux souches 528, 532 et 561, la proportion de tétrasporophytes dans la descendance demeure sensiblement la même, qu'elle soit déterminée à partir de l'ensemble des individus des sporées ou seulement à partir d'individus ayant manifestement été soumis à l'anomalie en question. Un autre argument dans le même sens est constitué par le fait que certaines souches (482, 528, 537 et 564 : cf. Tableau I) produisent des tétraspores donnant, soit toutes des gamétophytes, soit toutes directement des tétrasporophytes; c'est une preuve que l'anomalie de segmentation - qui se manifeste chez toutes les souches (MAGNE, 1986) - n'a pas d'influence sur la composition des descendances. On peut donc admettre que la fréquence des tétrasporophytes dans ces dernières est un reflet de la fréquence de l'apoméiose et qu'elle peut être retenue pour fournir une estimation de celle-ci.

**6. L'*A. sarniensis* dans la nature.**

Les résultats obtenus au cours de ce travail permettent d'introduire un certain nombre d'hypothèses sur la biologie de l'espèce dans la nature, à propos de laquelle des problèmes se posent, ainsi qu'on l'a vu (cf. Introduction). Ce point a déjà été abordé par L'HARDY-HALOS (1985; 1986).

La tétrasporophytogenèse directe est en mesure de fournir une explication à la dominance des tétrasporophytes dans la nature, au moins autant que la multiplication végétative par bouturage parfois invoquée (von STOSCH, 1969, p. 391; L'HARDY-HALOS, 1985 p. 93). Cette dernière, qui peut être aisément observée dans les cultures, est en revanche d'un impact très difficile à évaluer dans la nature. La haute fréquence de tétrasporophytogenèse de nombreuses souches constitue une potentialité de multiplication très efficace dans la stratégie de propagation de l'espèce; elle peut rendre compte en particulier du développement sporadique exubérant des populations qu'on observe souvent. Toutefois, la très grande rareté des gamétophytes dans la nature s'explique encore mal, dès lors que leur obtention dans les cultures est aisée. Il est possible qu'aux rares points du littoral où ils ont été observés (L'HARDY-HALOS, 1985 p. 91), la proportion de lignées à faible fréquence d'apoméiose soit plus élevée qu'ailleurs : une prospection dans ce sens pourrait apporter des éléments de réponse.

L'étude en culture de multiples souches de la même espèce semble n'avoir été, chez les Rhodophycées marines, entreprise que récemment (MASUDA et KUROGI, 1985). Chez *A. sarniensis*, elle montre que les populations de cette espèce sont hétérogènes et très vraisemblablement constituées de mosaïques de lignées qu'on peut espérer caractériser par leur fréquence de tétrasporophytogenèse; ceci ne saurait surprendre, mais il importait de le démontrer. On ignore présentement l'aire géographique couverte par chaque lignée, dont l'extension est d'ailleurs certainement modifiable au gré des hasards de la dissémination des diaspores. On a vu (Tableau I) qu'on peut rencontrer des représentants d'une

même lignée à quelques mètres l'un de l'autre (souches 556 et 557 d'une part, 568 et 569 d'autre part) mais qu'aussi des représentants de deux lignées différentes peuvent être localisés en des lieux très voisins (souches 564 et 565).

J. FELDMANN (1952) a envisagé que le cycle des Rhodophycées représentées seulement par des tétrasporophytes pourrait tirer son origine d'un cycle normal (de type *Polysiphonia*) par disparition de la méiose dans les tétrasporocystes. Le cas de l'*A. sarniensis* nous offre peut-être un exemple d'une telle évolution en cours d'accomplissement; à terme, en effet, l'espèce devrait n'être plus représentée que par des lignées à fréquence d'apoméiose de 100 %, plus compétitives parce qu'à multiplication plus rapide. Cette interprétation toutefois demeure bien fragile, car on ne sait rien encore du déterminisme profond de l'apparition de l'apoméiose (.. par mutations ?) ni du comportement de la fréquence au cours de sa transmission par voie sexuée. Et puis, on ne peut exclure la possibilité d'un passage immédiat et spontané d'un type de cycle à un autre, comme MASUDA et KUROGI (*o. c.*) viennent d'en fournir un exemple.

## 7. Extension de la tétrasporophytogenèse directe chez les Rhodophycées.

Depuis la première mention (HASSINGER-HUIZENGA, 1952) d'une tétrasporophytogenèse directe de type sporadique (c'est-à-dire n'affectant pas la totalité des tétraspores comme c'est le cas chez *Lomentaria orcadensis* (FORAN et GUIRY, 1983) par exemple), d'autres cas ont été mis en évidence en culture, soit parmi des Céramiacées (WEST et NORRIS, 1966; MAGNE et BIDOUX, 1981; L'HARDY-HALOS, 1985), soit parmi des Rhodophycées d'autres groupes (KIM, 1976; MAGGS, 1985). Par ailleurs, au cours de ces dernières années, l'intérêt s'est accru pour l'étude des populations d'espèces chez lesquelles, dans la nature, les tétrasporophytes se trouvent être en proportion dominante (HANSEN et DOYLE, 1976; PEREZ et BRAUD, 1978; KAIN, 1984; WHITTICK, 1984). Pour expliquer une telle situation, certains des auteurs (HANSEN et DOYLE; WHITTICK) ont proposé l'hypothèse d'une intervention, au moins partielle, de l'apoméiose et donc d'une tétrasporophytogenèse directe; les conclusions du présent travail leur apportent un certain soutien, sans que toutefois cette hypothèse puisse rendre compte de tous les cas (DYCK et al., 1985).

L'étude de ce problème peut être d'un intérêt majeur lorsqu'il se rencontre chez des espèces susceptibles d'aquaculture, et cela semble être le cas chez *Eucheuma spinosum* selon PEREZ et BRAUD (1978). D'après ces auteurs, les populations obtenues en culture sont en effet constituées, à une écrasante majorité, de tétrasporophytes; d'autre part, il est souhaitable, pour les impératifs de rentabilité, que l'ensemencement soit fait à partir de spores plutôt que de boutures. Dans de telles conditions, il conviendrait de rechercher s'il existe, chez cette espèce aussi, des lignées caractérisées par leur fréquence de tétrasporophytogenèse et alors de n'employer pour les cultures que les plus performantes d'entre elles.

REMERCIEMENTS

L'auteur tient à remercier M. le Professeur H.A. von STOSCH qui a aimablement fourni sa souche d'*A. sarniensis*; Mme M.-F. SIMON qui lui a procuré le matériel provenant de Goury; M. B. JEUNE pour ses conseils dans le traitement statistique des résultats; M. G. CUSSET et Mme M. THOMAS pour leurs avis au cours de discussions amicales; enfin M. C. BIDOUX qui a assuré une fraction importante du travail matériel.

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

CHAMBERLAIN Y.M., 1977 — Observations on *Fosliella farinosa* (Rhodophyta, Corallinaceae) in the British Isles. *Brit. Phycol. J.* 12 (4) : 343-358.

DIXON P.S., 1973 — *Biology of the Rhodophyta*. Liverpool, Oliver et Boyd, 285 p.

DYCK L., DE WREEDE R.E., GARBARY D.J., 1985 — Life history phases in *Iridea cordata* (Gigartinaceae) : relative abundance and distribution from British Columbia to California. *Jap. J. Phycol.* 33 : 225-232.

FELDMANN J., 1952 — Les cycles de reproduction des algues et leurs rapports avec la phylogénie. *Rev. Cytol. Biol. Végét.* 13 : 1-49.

FLETCHER R.L., 1983 — Studies on *Hildenbrandia* from the south coast of England. *Brit. Phycol. J.* 18 (2) : 203-204.

FORAN C.F. et GUIRY M.D., 1983 — The life history in culture of isolates of *Lomentaria orcadensis* (Rhodophyta) from Ireland and Scotland. *Brit. Phycol. J.* 18 (2) : 204.

HANSEN J.E. et DOYLE W.T., 1976 — Ecology and natural history of *Iridea cordata* : Population structure. *J. Phycol.* 12 : 273-278.

HASSINGER-HUIZENGA H., 1952 — Generationswechsel und Geschlechtbestimmung bei *Callithamnion corymbosum* (Sm.) Lyngb. *Archiv. Protistenk.* 98 : 91-124, 6 pl.

KAIN (JONES) J.M., 1984 — *Plocamium cartilagineum* in the Isle of Man : why are there so many tetrasporophytes ? *Brit. Phycol. J.* 19 (2) : 195.

KIM Dong Ho, 1976 — A study of the development of cystocarps and tetrasporangial sori in Gigartinaceae (Rhodophyta, Gigartinales). *Nova Hedwigia* 27 : 94 p.

L'HARDY-HALOS M.-Th., 1968 — Les Ceramiaceae (Rhodophyceae Florideae) des côtes de Bretagne. 1. Le genre *Antithamnion* Nägeli. *Rev. Algol.* n.s. 9 : 152-183, pl. 7.

L'HARDY-HALOS M.-Th., 1985 — Les Céramiacées (Rhodophycées) des côtes de Bretagne. II. Particularités biologiques de l'*Antithamnion sarniense* (Lyle) G. Feldmann et de l'*A. spirographidis* Schiffner. *Rev. Cytol. Biol. Vég., Bot.* [illegible] : 89-116.

L'HARDY-HALOS M.-Th., 1986 — Observations on two species of *Antithamnionella* from the coasts of Brittany. *Bot. Mar.* 29 : 37-42.

MAGGS C.A., 1985 — Environmental regulation of tetrasporophyte recycling in some heteromorphic red algae. *Int. Phycol. Congr.* 2 (Copenhague), p. 100.

MAGNE F., 1986 — Anomalies du développement chez *Antithamnionella sarniensis* (Rhodophyceae, Ceramiaceae). I : Formation et début du développement des tétraspores. *Cryptogamie, Algologie* 7 (2) : 135-147.

MAGNE F. et BIDOUX Cl., 1981 — Comportement reproducteur «anormal» chez une souche d'*Antithamnion sarniense*. *Soc. Phycol. France*, 14 septembre à La Rochelle (communication orale).

MASUDA M. et KUROGI M., 1985 — Life history patterns and geographical distribution

of the species of *Mastocarpus* from Japan. *In* HARA H. (Ed.), *Origin and evolution of diversity in Plants and plant communities.* Tokyo, Academic Scientific Books Inc., 396 p.

PEREZ R. et BRAUD J.-P., 1978 – Possibilité d'une culture industrielle de l'algue rouge *Eucheuma spinosum* dans le Golfe de Tadjourah. *Science et Pêche, Bull. I.S.T.P.M.* 285 : 1-27.

STOSCH H.A. von, 1969 – Observations on *Corallina, Jania* and other red algae in culture. *Proc. Int. Seaweed Symp.* 6 : 389-399.

SUNDENE O., 1964 – The conspecificity of *Antithamnion sarniense* and *A. spirographidis* in view of culture experiments. *Nytt Mag. Bot.* 12 : 35-42, 3 pl.

SUNESON S., 1950 – The cytology of the bispore formation of two species of *Lithophyllum (L. litorale* and *L. corallinae)* and the significance of the bispores in the Corallinaceae. *Bot. Not.* (4) : 429-450.

SUNESON S., 1982 – The culture of bisporangial plants of *Dermatolithon litorale* (Rhodophyta, Corallinaceae). *Brit. Phycol. J.* 17 : 107-116.

WEST J.A., 1970a – The conspecificity of *Heterosiphonia asymmetria* and *H. densiuscula* and their life histories in culture. *Madroñó* 20 : 313-319.

WEST J.A., 1970b – The life history of *Rhodochorton concrescens* in culture. *Brit. Phycol. J.* 5 (2) : 179-186.

WEST J.A., 1971 – Environmental control of hair and sporangial formation in the marine red alga *Acrochaetium proskaueri* sp. nov. *Proc. Int. Seaweed Symp.* 7 : 377-384.

WEST J.A., 1979 – The life history of *Rhodochorton membranaceum*, an endozoic red alga. *Bot. Mar.* 22 : 111-115.

WEST J.A. and NORRIS R.E., 1966 – Unusual phenomena in the life-histories of Florideae in culture. *J. Phycol.* 2 : 54-57.

WHITTICK A., 1984 – The Newfoundland Ceramiaceae, why are there so many tetrasporophytes ? *Brit. Phycol. J.* 19 (2) : 201.

*Cryptogamie, Algologie 1986, 7 (3) : 231-246* 

# LA CONSTRUCTION DU THALLE DE *GRACILARIA VERRUCOSA* (RHODOPHYCEAE, GIGARTINALES) : ÉDIFICATION DE LA FRONDE ; ESSAI D'INTERPRÉTATION PHYLOGÉNÉTIQUE

Robert KLING et Marcel BODARD*

RÉSUMÉ. – L'édification de la fronde de *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenfuss est assurée par le fonctionnement d'une cellule apicale singulière de forme tétraédrique. Cette cellule A.I, se segmente obliquement sur ses trois faces verticales et engendre, selon un trajet hélicomère sénestre d'indice phyllotaxique 1/3, trois cellules sous-apicales SA.I. La division transversale de ces sous-apicales, donne naissance à une cellule distale ou initiale apicale secondaire A.II et à une cellule proximale AX.I qui constitue un élément du filament axial (= cladome primaire). Les initiales A.II engendrent des filaments secondaires courts (= cladomes secondaires) qui supportent pareillement des filaments tertiaires puis quaternaires (= cladomes tertiaires, quaternaires) courts. Les cladomes à croissance limitée sont désignés comme microcladomes. Ils sont nus, puisque dépourvus de pleuridies. Les cellules les plus distales de ces cladomes constituent le cortex assimilateur, les cellules les plus proximales – cellules axiales – forment la medulla.

De par sa structure, *Gracilaria verrucosa* appartient aux métacladomes (L'HARDY-HALOS, 1985) dont l'un des traits est l'existence d'une medulla parenchymateuse et d'un cortex assimilateur.

La comparaison du fonctionnement du point végétatif de *Gracilaria* avec celui d'autres Thallophytes ou Cormophytes, montre des analogies frappantes. C'est le cas des Fucales, des Bryales et des Ptéridophytes leptosporangiées où l'histogenèse végétative se réalise également par l'activité segmentaire d'une initiale apicale à deux ou trois tranchants.

ABSTRACT. – The edification of the frond of *Gracilaria verrucosa* is performed by ■ apical tetrahedral cell A.I. This initial cell produces, by oblique segmentation, three sub-apical cells, SA.I., that give, by transverse sectioning, distal secondary apical cells, A.II, and proximal cells, AX.I., which belong to the primary thread, that is called «primary cladome». Secondary apical cells produce short secundary axis – called «secondary cladomes». These axis give rise to short tertiary and quaternary threads – called tertiary and quaternary cladomes. These cladomes with limiting growth threads are named microcladomes; they are without limiting growth axis called «pleuridies». Distal cells of these cladomes – called metacladomes (L'HARDY-HALOS, 1985) – make the assimilatory cortex, whereas proximal cells make the medulla.

Comparison between apical meristem of *Gracilaria verrucosa* and that of other plants as Fucales, Bryales and Ferns offer more conspicuous resemblances.

* Université de Lille I, Laboratoire d'Algologie et de Biologie Végétale marine, U.F.R. de Biologie, SN2, F - 59655 Villeneuve d'Ascq Cedex.

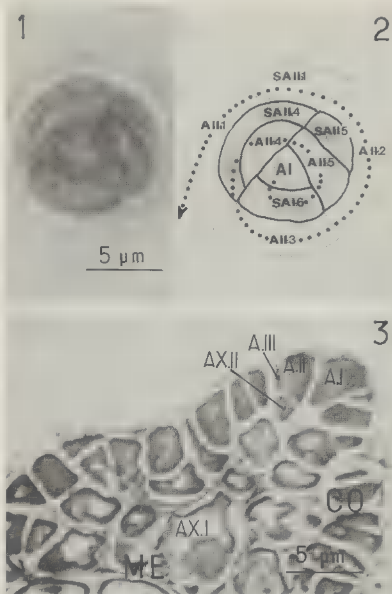



**Fig. 1 : Vue frontale d'un sommet de jeune fronde.**

Fig. 2 : Interprétation schématique de la figure 1 : les cellules de la figure 1 sont figurées en trait épais et estompées.

MOTS CLÉS : Morphogenèse, cladomothalle uniaxial nu, *Gracilaria verrucosa*, Gigartinales, Gracilariacées.

## INTRODUCTION

L'étude de l'organisation de la fronde de *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenfuss a fait l'objet de travaux dont les plus anciens rapportent l'existence soit d'une initiale apicale (KILLIAN, 1914; KYLIN, 1930) soit d'un méristème apical (PHILLIPS, 1925; SJOESTEDT, 1926). Ces observations conduisent leurs auteurs à admettre une structure de type uniaxial («Zentralfadentypus» d'OLTMANS, 1922) ou de type multiaxial («Springbrunnentypus» du même auteur). CHADEFAUD (1960) précise qu'il s'agit d'une structure uniaxiale de type cladomien, et OLIVEIRA (1968) reconnaît la succession d'une structure uniaxiale (sur les thalles jeunes) et d'une structure multiaxiale (sur les thalles adultes). BODARD et KLING (1979) ont mis en doute le caractère cladomien de la structure de la fronde de *Gracilaria verrucosa*.

Le présent travail a pour but de suivre avec précision l'édification de la fronde de *Gracilaria verrucosa*, de comparer les résultats obtenus avec ceux des auteurs précédents, de proposer une interprétation de cette structure et de mettre en évidence les raisons des contradictions antérieures.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel provient d'une souche préparée à partir d'un individu récolté à Audresselles (Pas-de-Calais) dans une cuvette ensablée du médiolittoral inférieur.

Des tétrasporophytes âgés de deux à cinq mois et issus d'une culture *in vitro* de carpospores subissent la double fixation glutaraldéhydique et osmique avant d'être déshydratés et montés dans la résine de SPURR (1969). La structure de l'apex des frondes est étudiée sur des coupes longitudinales et transversales sériées semi-fines, réalisées avec un ultramicrotome manuel LKB de Porter-Servall et coloriées à l'azur 2B (0,1 % dans l'eau distillée).

Sur cette figure et toutes les suivantes, on lira : . A. = initiale apicale; . les nombres I, II, III, IV, ... identifient respectivement le rameau primaire (= cladome primaire) et les rameaux secondaires, tertiaires et quaternaires que l'on peut aussi appeler «microcladomes nus» d'ordre II, III, IV; . l'indice 1, 2, 3, .. n, correspond à l'ordre de segmentation de l'apicale primaire A.I; . l'indice (1), (2), (3), ..., (n), indique les segmentations successives de chacune des apicales A.I, A.II, A.III, ...; .AX.I, AX.II, ... : segment axial primaire (commun au cladome primaire I et au microcladome latéral II) ou secondaire (commun au microcladome II et au microcladome III), ...; .SA = sous-apicale (cellule initiale de segment).

Figure 3 : Apex de jeune fronde en coupe longitudinale. CO : cortex; ME : medulla; pour les autres symboles se reporter à la légende générale de la figure 2.

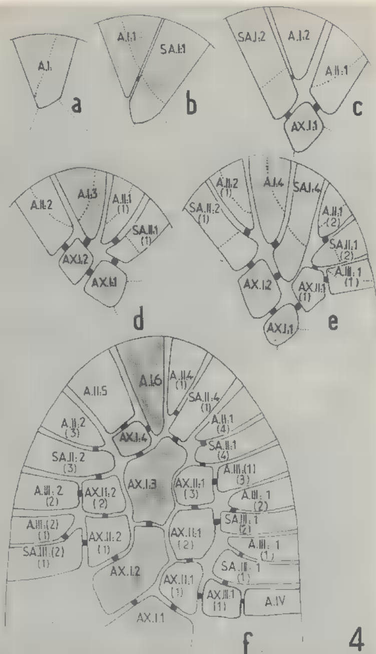



Fig. 4a à 4f : Morphogenèse de la fronde : quelques stades de son développement (schématisation). L'étape qui devrait être comprise entre les fig. 4e et 4f n'est pas représentée. Pour la représentation semi-schématique tridimensionelle d'une telle organisation, se reporter aux fig. 5 à 9. Le futur plan de clivage des cellules est figuré par une ligne pointillée.

## RÉSULTATS

Le développement de la fronde est assuré par le fonctionnement d'une cellule apicale principale ou primaire A.I (fig. 1, 3, 12) de symétrie axiale, ayant la forme d'une pyramide renversée à trois faces dont la base triangulaire constitue le pôle distal et dont le sommet se situe au pôle proximal.

Cette cellule en se divisant successivement sur ses trois faces latérales, donne naissance aux segments ou cellules sous-apicales principales ou primaires SA.I. (fig. 1, 2, 6) qui ont la forme d'un ménisque avec une face adaxiale concave et une face abaxiale convexe. A chaque division de l'apicale A.I : 1, 2, 3, ..., n, est ainsi mise en place une nouvelle cellule sous-apicale (ou segment) SA.I : 1, 2, 3, ..., n.

La cellule sous-apicale primaire SA.I :1 en se recloisonnant périclinement (fig. 4c, 6) donne naissance à une initiale latérale (apicale secondaire) A.II:1 vers l'extérieur du thalle et une cellule axiale AX.I:1 vers l'intérieur du thalle. La division oblique de cette cellule externe A.II :1 met en place du côté abaxial une cellule sous-apicale secondaire SA.II :1(1) et du côté adaxial l'apicale secondaire A.II :1(1). Un «microcladome II» comportant une cellule apicale et sa première sous-apicale, commence ainsi son développement (fig. 4d, 8). La cellule SA.II:1 (1) (fig. 4d) se divise périclinalement en donnant vers l'extérieur une cellule apicale tertiaire A.III :1(1) et vers l'intérieur une cellule AX.II:1(1) (fig. 4e). Simultanément, l'apicale secondaire A.II :1(1) s'est elle-même cloisonnée en une sous-apicale SA.II :1(2) et en une cellule apicale A.II :1(2) (fig. 4e). L'axe primaire en croissance comporte donc une initiale apicale A.I., une sous-apicale SA.I et une succession de cellules axiales (AX.I :1,2,3,...,n) dont les plus jeunes sont les plus proches de l'apex (fig. 4f, 9).

Les divisions obliques successives des apicales A.II:1,2,...,n suivies par les cloisonnements périclines des cellules sous-apicales SA.II:1,2,...,n, mettent en place au niveau de chaque segment SA.I:1,2,...,n un axe court comptant en plus de l'apicale A.II et de la sous-apicale SA.II, une succession de cellules axiales secondaires AX.II (fig. 4f). Cet axe court constitue le microcladome II des régions segmentaires du thalle de la jeune fronde (fig. 12, 13).

Les divisions obliques successives des apicales A.III , uivies par les cloisonnements périclines des cellules sous-apicales SA.III conduiront de la même façon à la construction des microcladomes III (fig. 4f, 9). L'activité segmentogène des apicales A.IV engendrera de la même manière les microcladomes IV (fig. 4f, à droite).

Les initiales latérales successives et leurs cellules axiales respectives constituent autant de microrameaux dont les cellules les plus distales (cellules apicales et sous-apicales) forment le cortex assimilateur (fig. 3 : CO) tandis que les cellules proximales (cellules axiales) édifient la medulla (fig. 3 : ME).

L'édification de la fronde telle qu'elle vient d'être décrite, est interprétée dans le cadre des **structures cladomiennes uniaxiales** à ramification monopodiale. La cellule apicale primaire A.I construit un monopode : le filament primaire de la

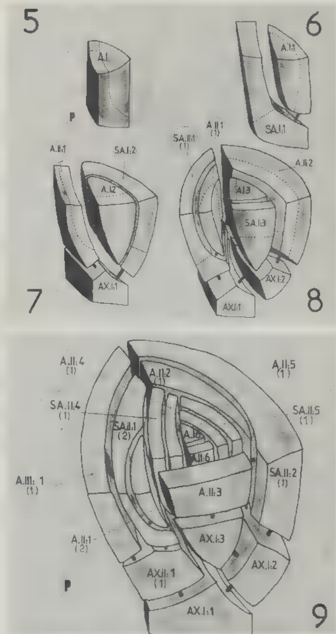



Fig. 5 à 9 : Morphogenèse de la fronde : illustration semi-schématique dans l'espace, des premières étapes du développement. Le plan P de la figure 5 est celui dans lequel s'opère les partitions cellulaires de la figure 4. Les synapses sont figurées par les traits épais. Les lignes pointillées ont la même signification que sur les figures 4a à 4f.

fronde (fig. 4f, 11). Les segments axiaux de ce filament primaire long (= axe du cladome primaire) (fig. 11 : I) portent les segments axiaux des filaments secondaires courts (= axes des cladomes secondaires courts) (fig. 11 : II). De la même manière, les segments axiaux des filaments secondaires sont à l'origine d'axes de cladomes tertiaires courts (fig. 11 : III), dont les segments axiaux sont eux-mêmes porteurs de cladomes quaternaires réduits (fig. 11 : IV).

Les cladomes secondaires, tertiaires et quaternaires de faible développement sont qualifiés ici de **microcladomes.** Tous ces cladomes sont nus, puisque dépourvus de pleuridies. Ils s'insèrent autour de l'axe principal selon un trajet hélicomère sénestre d'indice phyllotaxique égal à 1/3 (fig. 2, flèche).

## DISCUSSION - CONCLUSION

### A — Édification de la fronde

La fronde de *Gracilaria verrucosa* résulte du fonctionnement d'une cellule initiale apicale unique, de forme tétraédrique et de symétrie axiale; elle initie un filament axial qui est un axe de cladome primaire. Les cellules sous-apicales successives engendrent, en ordre hélicomère sénestre, des initiales secondaires, qui sont à l'origine des filaments courts, que nous pensons devoir considérer non comme des pleuridies mais comme des axes de microcladomes latéraux. Toutefois, notre interprétation demeure subjective dans la mesure où la structure massive du thalle ne permet pas de décider expérimentalement quelle est la nature exacte de ces formations latérales.

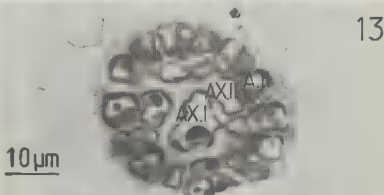


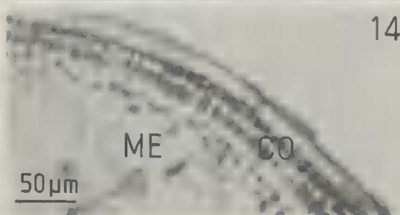

Fig. 10 : Cladomogenèse chez *Gigartina* (interprétation schématique d'un dessin de DION, 1979). Les cloisonnements obliques et transversaux construisent des rameaux monopodiaux pseudodichotomes, parallèlement à l'axe de symétrie de la fronde (symétrie axiale).

Fig. 11 : Cladomogenèse chez *Gracilaria* : une initiale apicale primaire I construit l'axe de cladome I sur lequel prennent naissance les ramifications pseudodichotomes d'ordre II, III, IV, . . . .

La description que nous faisons de l'architecture de la fronde de *Gracilaria* s'accorde bien, en ce qui concerne la présence d'une cellule apicale tétraédrique


12
A.I
A.II
A.III
AX.II
AX.I
10 µm


13
AX.II
AX.I
10 µm


14
ME
CO
50 µm

et la nature uniaxiale des frondes, avec celles de KILLIAN (1914), KYLIN (1930) et plus récemment celle de CHADEFAUD (1960). Tous les auteurs cependant ne sont pas d'accord sur l'existence d'une cellule apicale unique. C'est le cas notamment de PHILLIPS (1925) et de SJOESTEDT (1926) pour lesquels la fronde s'édifie grâce à un méristème apical. OLIVEIRA (1968), tout en reconnaissant l'existence d'une cellule apicale tétraédrique, confirme partiellement les vues de PHILLIPS (1925) et de SJOESTEDT (1926) mais en les précisant : d'après lui, la structure uniaxiale n'existe que chez les stades juvéniles et disparaît dans les thalles adultes où elle est prise en relais par un méristème apical pluricellulaire. La coexistence au sein d'une même espèce, des structures uni- et multiaxiale, n'a rien d'étonnant puisqu'elle est déjà connue chez divers autres genres tels que *Weeksia* (NORRIS, 1971) et *Halymenia* (VAN DEN HOEK et CORTEL-BREEMAN, 1970), mais, à notre avis ce n'est pas le cas de *Gracilaria*, dont la structure demeure fondamentalement uniaxiale.

En fait, l'apex de la fronde de *Gracilaria* peut offrir le même aspect (fig. 12) que celui de bien des espèces à structure multiaxiale, telles que *Solieria*. Mais cet aspect en jet de fontaine chez *Gracilaria* trouve deux explications : il peut résulter d'abord de l'obliquité prononcée des cloisonnements successifs de la cellule apicale, obliquité qui a pour effet de rapprocher les initiales latérales en dôme; il peut résulter aussi du fait que les initiales latérales ont une activité mitotique plus intense que la cellule apicale primaire, ce qui a pour effet la formation d'un faisceau d'axes, comportant l'axe principal et les axes latéraux les plus proches de lui (fig. 12).

Les avis sont partagés également sur la forme de la cellule apicale. KILLIAN (1914) et KYLIN (1930) la décrivent comme une cellule à trois tranchants. Une telle cellule, observée par le pôle, a l'aspect d'un triangle. OLIVEIRA (1968) décrit des cellules apicales en forme de cône renversé, à base circulaire ou subcirculaire.

CHADEFAUD (1960) interprète la fronde de *Gracilaria* comme un cladome uniaxial tristique d'hélicomérie sénestre, dont le cortex est constitué par des cellules pleuridiennes. La description que nous faisons, ne met pas en cause le caractère uniaxial hélicomère; par contre, elle s'éloigne de la notion du cladome classique dont fait usage l'auteur, essentiellement par l'absence de pleuridies. En effet, les segments 1, 2, 3 produits par l'initiale — description de CHADE-

Fig. 12 : Jeune fronde de *Gracilaria* en coupe longitudinale : les initiales secondaires A.II et tertiaires A.III ont une taille et une activité équivalentes à celles de l'initiale principale A.I, ce qui donne à l'apex l'apparence d'une structure multiaxiale.

Fig. 13 : Jeune fronde en coupe transversale dans une région proche de l'apex montrant la cellule apicale A.II et les cellules axiales AX.II d'un microcladome II qui s'insère sur une cellule axiale AX.I du cladome I.

Fig. 14 : Fronde en coupe transversale montrant l'accroissement concentrique du nombre de rangées des cellules corticales. Habituellement, on observe une seule rangée de cellules corticantes; dans l'exemple présent, il est de 3 à 4. CO : cortex pluristratifié, ME : medulla.

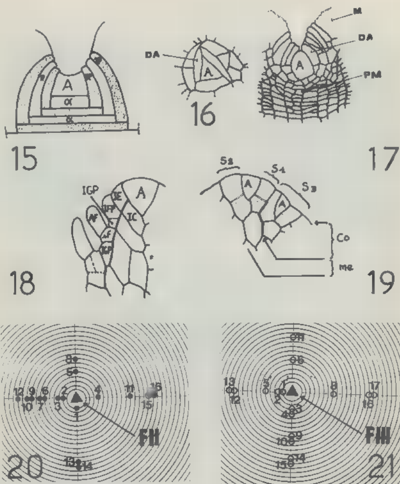



Fig. 15 : Schématisation de l'apex de fronde de *Fucus* sp. (d'après CHADEFAUD, 1960 et PELLEGRINI, 1978). A : cellule apicale. α : cellule axiale. π : initiale pleuridienne.

Fig. 16 et 17 : Apex de fronde de *Cystoseira mediterranea* (d'après KABBARA, 1978). Fig. 16 : vue frontale. Fig. 17 : coupe longitudinale axiale. A : cellule apicale. DA : initiale latérale. PM : proméristème.

Fig. 18 : Le point végétatif chez *Fontinalis* sp. : schématisation d'après BERTHIER (1972) (comparer avec les fig. 4a à 4f). A : initiale apicale (= A.I; fig. 4a). IE : initiale externe (= A.II:2; fig. 4d). IC : initiale centrale (= AX.I). IFP : initiale foliaire primaire (= A.II:2; fig. 4d). AF : apicale foliaire proprement dite (= A.II:2(1); fig. 4e). sF : soubassement foliaire engendré par l'IFP (= SA.II.2(1); fig. 4e). IGP : initiale gemmaire primaire (= A.III:1; fig. 4f) qui est le seul «microcladome nu d'ordre III» conservé sur l'axe des mousses (bourgeon hétéroaxillaire inhibé de type *Mnium* : BERTHIER, 1972).

Fig. 19 : Le point végétatif chez *Metzgeria* sp. : schématisation d'après BERTHIER (1972). S1, S2, S3 : segments. A : apicale. CO : cortex. ME : medulla. IE, IC : même signification qu'à la fig. 18.

Fig. 20, 21 : La phyllotaxie chez *Gracilaria* : les rameaux végétatifs (●) et les cystocarpes (o) s'insèrent sur l'axe (▲) en ordre tétrastique. FII : fronde secondaire. FIII : fronde tertiaire.

FAUD (1960) - au lieu de donner naissance à des pleuridies, engendrent des microcladomes dépourvus de pleuridies — microcladomes nus —. Ces microcladomes de 1er ordre, engendrent des microcladomes de 2ème ordre et ainsi de suite. Ainsi, l'organisation de la fronde de *Gracilaria* est-elle celle d'un **cladomothalle** uniaxial hélicomère nu.

La notion de «microcladome nu» est en accord avec certaines observations (BODARD et KLING, 1979) qui montrent l'aptitude des frondes décapitées à régénérer de nouvelles frondes à la périphérie des sections distales. Cette propriété, que nous attribuons aux initiales des microcladomes non lésés par le traitement chirurgical, est vraisemblablement aussi celle qui conduit, sur une fronde primaire, à l'édification des frondes secondaires et tertiaires. Un tel comportement ne doit pas surprendre puisqu'il est observé naturellement chez d'autres algues rouges, notamment chez les Délessériacées du genre *Branchioglossum* (BODARD, 1971). Dans ce cas, les cladomes secondaires naissent sur la frange des cladomes primaires.

Une autre preuve de la capacité des cellules corticales de *Gracilaria* à poursuivre leurs divisions est apportée par l'existence, dans les régions âgées du thalle (fig. 14), de zones concentriques de croissance (THURET et BORNET, 1878; SJOESTEDT, 1926).

## B – Essai d'interprétation phylogénétique

L'originalité d'organisation et de fonctionnement du point végétatif de la fronde de *Gracilaria* peut être montrée par comparaison avec d'autres Thallophytes chlorophylliens (Gigartinales et Fucales) mais également avec des groupes plus évolués comme les Bryophytes et les Ptéridophytes.

La cladomogenèse de *Gracilaria* montre à la fois des similitudes et des différences avec celle des autres Gigartinales. Chez *Gigartina stellata* (DION, 1979), les cloisonnements obliques et transversaux des cellules apicales constituent aussi l'essentiel de la cladomogenèse. Comme chez *Gracilaria*, ils donnent naissance à des ramifications microcladomiennes pseudodichotomes qui sont dépourvues de pleuridies. Cependant, la différence essentielle entre les deux types de thalles (fig. 10 et 11) tient au fait que chez *Gigartina stellata* l'activité raméale résulte du fonctionnement d'initiales primaires multiples (= structure multiaxiale) alors que chez *Gracilaria*, ce phénomène ne se manifeste que sur un axe (structure uniaxiale). Ces cladomothalles nus, et plus particulièrement celui de *Gracilaria* se laissent comparer aux brachycladomes des Céramiales (L'HARDY-HALOS, 1966; ARDRÉ, 1967; BODARD et GODIN, 1976).

Des analogies frappantes se manifestent lorsqu'on compare le point végétatif de *Gracilaria* à celui des Fucales. Chez *Fucus* sp., par exemple, l'édification de la fronde est assurée par une cellule pyramidale tronquée, dont la plus grande base est insérée dans la profondeur du thalle. Cette cellule se cloisonne sur ses quatre faces et donne naissance à quatre dérivées apicales secondaires de nature pleuridienne (fig. 15) (CHADEFAUD, 1960; PELLEGRINI, 1978). Ces dérivées s'appuient sur la cellule axiale issue d'une division transversale de la cellule api-

cale et construisent, comme chez *Cystoseira* (fig. 16), par des divisions périclines et anticlines, le cortex méristodermique, M, et le proméristème PM. Les cellules du proméristème et les cellules axiales sont à l'origine d'une medulla de nature polystique qui constitue le télome axial (CHADEFAUD, 1952).

Chez *Cystoseira mediterranea* (KABBARA, 1978; PELLEGRINI, 1978), l'initiale apicale engendre, grâce à ses trois faces verticales actives (fig. 16 et 17), un cycle de trois cellules initiales secondaires qui édifient le cortex.

Comme celle des Fucales, l'initiale apicale singulière de la fronde de *Gracilaria* donne naissance à des segments — les initiales secondaires A.II (fig. 3) —, qui sont homologues des dérivées DA de PELLEGRINI (1978) et de KABBARA (1978) (fig. 17). Ils construisent les microcladomes dont la région distale s'organise en cortex et dont la région proximale forme la medulla. Mais les homologies s'arrêtent là, car le cortex des Fucales, qui est de nature méristodermique, est le siège d'une multiplication cellulaire diffuse. Chez *Gracilaria*, qui est dépourvu de méristoderme et de proméristème, les divisions intercalaires font défaut.

Un autre point qui mérite discussion est la relation existant entre la phyllotaxie et le type de fonctionnement de l'initiale apicale. Chez les Fucales, si l'on excepte *Cystoseira fimbriata* (GROS, 1978), cette relation est généralement étroite. Ainsi, les Fucales, dont l'apex est occupé par une initiale à quatre faces, présentent une phyllotaxie distique tandis que celles dont l'initiale est à trois faces offrent une phyllotaxie tristique.

Pour rechercher l'existence chez *Gracilaria* d'une telle relation, nous avons analysé l'ordonnance phyllotaxique des frondes d'ordres successifs chez un individu gamétophytique femelle (fig. 20, 21). On observe une cladomotaxie généralement tétrastique. Lorsque l'on tente d'inscrire les points d'insertion des frondes sur une ou plusieurs hélices dextres ou sénestres, on note que cela est impossible. D'autre part, chez les frondes fertiles, les cystocarpes se substituent sur les mêmes orthostiques, aux rameaux végétatifs (fig. 21). L'ordre cladomotaxique des frondes de *Gracilaria* est donc indépendant de la tristichie imposée par la segmentation alternative de la cellule apicale sur ses trois faces. On peut interpréter cela comme une relative autonomie — à la différence des Fucales — de l'ordre phyllotaxique des frondes vis-à-vis du mode de segmentation de la cellule apicale. La même situation existe chez les fougères du genre *Marsilea* (SOSSOUNTZOV, 1975-76) et *Phyllitis* (VINDT-BALGUERIE, 1971) où la cellule apicale à trois faces engendre une tige sur laquelle les feuilles s'insèrent en ordre distique (SOSSOUNTZOV, 1975-76).

L'histogenèse végétative des Bryophytes se réalise par l'activité d'une initiale apicale tétraédrique de symétrie axiale. Chez *Fontinalis* sp. (LEITGEB, 1868), elle se cloisonne obliquement sur ses trois faces et découpe des initiales secondaires de symétrie dorsiventrale qui s'ordonnent en une succession hélicomère tristique. BONNOT (1967) a montré que cette ordonnance ressortissait à la polarité particulière de la cellule apicale : la «polarité modelante». Chaque initiale secondaire isole, par une cloison péricline, une initiale phyllidienne ou foliaire adaxiale IE et une cellule axiale IC. Une nouvelle segmentation de l'initiale foliaire IE initie acroscopiquement le limbe foliaire et basiscopiquement une

cellule axillaire totipotente en tranche d'orange, qui donne soit une aisselle vide soit un «bourgeon hétéroaxillaire» (BERTHIER, 1972).

Chez *Metzgeria furcata* (BERTHIER, 1972) (fig. 19), la cellule apicale à deux faces actives engendre respectivement les segments S1 et S2 que l'auteur décrit chez *Fontinalis*.

Les similitudes ne manquent pas entre la structure du point végétatif de *Gracilaria* et celles de *Fontinalis* et *Metzgeria*. Qu'il suffise de comparer l'initiale secondaire de *Gracilaria* (fig. 4e : A.II:2(1)) avec les initiales IE de *Fontinalis* (fig. 18, IE) et de *Metzgeria* (fig. 19, IE des segments S1 et S2). De même, la cellule axiale de *Gracilaria* (fig. 4d, AX.I:2) est à comparer avec la cellule axiale de *Fontinalis* (fig. 18, IC). Ce qui chez *Fontinalis* (cellule foliaire IE) est à l'origine de la feuille, donne naissance chez *Gracilaria*, au microcladome. Ce qui chez *Fontinalis* (cellule axiale IC) est à l'origine du «parenchyme» axial, engendre chez *Gracilaria* (fig. 4d : AX:I:2) la medulla (fig. 3 : ME; fig. 4 : AX.I, AX.II).

Ainsi, ce qui chez les Bryales donne naissance au cormus cellulaire – le gamétophyte feuillé – initie chez *Gracilaria* une caulidie. De fait, la tige feuillée des Bryophytes est «organisée comme les cladomes transformés en caulidies qui forment les thalles, par exemple, des Floridées des genres *Gastroclonium* et *Gracilaria*. Son sommet est pareillement occupé par une cellule initiale cunéiforme ou tétraédrique génératrice de deux ou trois rangées longitudinales (droites ou hélicoïdales) de segments, d'abord unicellulaires» (CHADEFAUD, 1968). Une telle similitude n'est pas sans poser des problèmes comme celui de l'origine pleuridienne ou cladomienne de la feuille des Bryophytes. On devrait cependant pouvoir considérer le cormus feuillé des Bryophytes (BERTHIER, 1986, comm. pers.) comme dérivé d'une organisation de type *«Gracilaria»*. En premier lieu, cela correspond bien à la nature uniaxiale haplostique du filament des Mousses, filament qui aurait pu donner naissance par métamorphose «caulogène» monopodiale au cormus des premiers Archégoniates (BERTHIER, 1969). Il y aurait alors au moins convergence morphologique entre «cladomothalle» des auteurs et le cormus feuillé : le microcladome A.II initierait, chez les Mousses, une apicale latérale A.III longtemps inhibée (fig. 18 : IGP) avant de se transformer en pleuridie végétative (feuille) ou reproductrice (gamétange). L'initiale foliaire primaire (fig. 18 : IFP) contribuerait au cortex du cormus par la formation du soubassement foliaire «sF» à l'aide de segments qu'un algologue appellerait SA.II (fig. 4e et 4f). Enfin l'innovation des Mousses serait d'avoir transformé les cellules axiales AX.I des Algues en initiales des tissus conducteurs centraux caractéristiques des premiers Archégoniates (fig. 18 : IC, et HÉBANT, 1977, fig. 69).

La comparaison peut être étendue aux Ptéridophytes leptosporangiées chez qui la tige est érigée par le fonctionnement d'une cellule initiale tétraédrique. Chez *Trichomanes* sp. (HÉBANT-MAURI, 1973) la cellule apicale tétraédrique émet selon un trajet hélicomère tristique, des segments $S_1$, $S_2$, $S_3$, ... $S_n$ (HÉBANT-MAURI, 1973, fig. B, p. 500) qui seraient équivalents aux segments SA des auteurs. Le segment le plus récent, $S_1$, isole par une cloison péricline une

cellule distale, qui est à l'origine des cellules prismatiques et qui est à rapprocher de l'initiale A.II:2 (fig. 4d), et une cellule proximale, destinée à constituer le procambium, que l'on peut comparer à la cellule axiale primaire AX.I:2 (fig. 4d). Par ailleurs, les «initiales de feuille» et les «initiales de bourgeon axillaire» de *Trichomanes* (HÉBANT-MAURI, *op. cit.*) montrent respectivement des similitudes avec les microcladomes II et les microcladomes III du point végétatif de *Gracilaria*. Les comparaisons s'arrêtent évidemment là, puisque chez les Fougères leptosporangiées les dérivées segmentaires issues de l'activité initiatrice d'une cellule apicale tétraédrique construisent une tige vascularisée supportant pareillement des feuilles vascularisées et non pas une caulidie.

Néanmoins, le point végétatif de la fronde de *Gracilaria*, qui se caractérise par l'existence d'une cellule apicale primaire unique offrant l'aspect d'une pyramide renversée, montre une structure qui, dans la classification des méristèmes apicaux de WARDLAW (1968), se rapproche fort de celle des Ptérydophytes.

La description un peu mécaniste mais nécessaire que nous venons de faire de l'édification de la fronde de *Gracilaria verrucosa* montre le rôle initiateur et organisateur de la cellule apicale tétraédrique, qui par segmentation latérale produit les initiales secondaires; celles-ci édifient la fronde en donnant naissance au cortex et à la medulla.

De par l'organisation particulière du point végétatif de sa fronde, *Gracilaria verrucosa* préfigure de près ou de loin celle des végétaux plus évolués que sont les Bryophytes et les Ptéridophytes.

Il reste à présent à vérifier la justesse de l'interprétation que nous donnons de l'architecture de la fronde de *Gracilaria verrucosa*, notamment en ce qui concerne l'absence du système pleuridien, par l'étude de la formation et de la disposition précise des organes reproducteurs ainsi que des cellules pilifères. Par ailleurs, des investigations structurales à l'échelle cellulaire paraissent nécessaires pour connaître et comprendre les phénomènes de différenciation cellulaire qui accompagnent l'activité segmentogène de l'initiale primaire et des initiales secondaires.

## REMERCIEMENTS

(Nous exprimons notre plus vive gratitude à Madame L'HARDY-HALOS (Maître de Recherche au C.N.R.S.), qui nous a fait bénéficier amplement de sa compétence et de ses conseils dans la rédaction et la mise au point du manuscrit; à Monsieur BERTHIER (Professeur) qui nous a aidé grandement par ses connaissances bryologiques dans l'analyse comparée des points végétatifs de *Gracilaria* et des Bryophytes, et à Monsieur PELLEGRINI (Professeur), pour la lecture critique du manuscrit et les suggestions pour son amélioration. Nos remerciements s'adressent également à Mademoiselle M. DELECOURT et à Madame C. BERTRANCOURT pour leur excellent travail de dactylographie.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ARDRÉ F., 1967 – Nouvelles remarques sur la structure des *Pterosiphonia* (Rhodomélacées, Céramiales) et leur rapports systématiques avec les *Polysiphonia*. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 264 : 2192-2195.

BERTHIER J., 1969 – Relations entre monopode et dichotomie chez les Archégoniates. *Compt. Rend. 94ème Congr. Soc. Sav. Pau*, sect. Sc. III : 33-46.

BERTHIER J., 1972 – Recherches sur la structure et le développement de l'apex du gamétophyte feuillé des Mousses. *Rev. Bryol. Lichénol.* 38 : 421-551.

BODARD M., 1971 – Sur un genre nouveau de Délessériacées : *Pseudobranchioglossum senegalense*, algue de l'infralittoral sénégalais. *Bull. Inst. Franç. Afrique Noire* 23 (1) : 20-31.

BODARD M. et GODIN J., 1976 – Éléments de morphogenèse des algues rouges. I - Les *Laurencia* : une construction originale des cladothalles parenchymateux. *Phycologia* 15 : 263-274.

BODARD M. et KLING R., 1979 – *Gracilaria verrucosa* : un cladome ? *Rev. Algol.* n. s. 14 (1) : 63-83.

BONNOT E.J., 1967 – Sur la structure de l'apex du gamétophyte feuillé de la mousse *Anomodon viticulosus* (L.) Hook. et Tayl. *Bull. Soc. Bot. France* 114 : 4-11.

CHADEFAUD M., 1952 – La leçon des algues. *Coll. Int. C.N.R.S. «Evolution et Phylogenèse chez les Végétaux». Ann. Biol.* 7 (28) : 9-25.

CHADEFAUD M., 1960 – *Les végétaux non vasculaires : Cryptogamie. In* CHADEFAUD M. et EMBERGER L., *Traité de Botanique systématique. Paris, Masson*, Vol. I, xv + 1018 p.

CHADEFAUD M., 1968 – La morphologie des Végétaux inférieurs : données fondamentales et problèmes. *Soc. Bot. France, Mém.*, 115 : 5-41.

DION P., 1979 – *Étude biologique de Gigartina stellata et de Petrocelis cruenta (Rhodophycées, Gigartinales).* Thèse de 3ème cycle, Paris VI, 80 p.

GROS C., 1978 – *Le genre Cystoseira sur la côte des Albères : Répartition, Écologie, Morphogenèse.* Thèse de 3ème Cycle, Paris VI, 115 p.

HÉBANT-MAURI R., 1973 – Fonctionnement apical et ramification chez quelques Fougères du genre *Trichomanes* (Hyménophyllacées). *Adansonia* ser. 2, 13 (4) : 495-526.

HÉBANT C., 1977 – *The conducting tissues of Bryophytes.* Vaduz, Cramer, 157 p.

KABBARA O., 1978 – *Recherches sur la structure et le fonctionnement de l'apex végétatif dans le genre Cystoseira (Phéophycées-Fucales).* Thèse de 3ème Cycle, Paris VI, 76 p.

KILLIAN C., 1914 – Ueber die Entwickelung einiger Florideen. *Z. Bot.* 6 : 209-278.

KYLIN H., 1930 – Ueber die Entwicklungsgeschichte der Florideen. *Lunds Univ. Arsskr. N.F.* 26 (6) : 1-104.

LEITGEB H., 1868 – Wachstum des Stammchens von *Fontinalis. Sitzungsber. Kaiserl. Akad. Wiss. Math.-Naturwiss. Cl.* 57 (1) : 308-342.

L'HARDY-HALOS M.T., 1966 – Remarques sur la morphologie des Céramiales : la notion de brachycladome. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 262 : 64-67.

L'HARDY-HALOS M.T., 1985 – *«Thalle», In* : Encyclopedia Universalis, 2e éd., 15 : 1043-1047.

NORRIS R.E., 1971 – Development of the foliose thallus of *Weeksia fryeana* (Rhodophyceae). *Phycologia* 10 : 205-213.

OLIVEIRA J.C., 1968 — *Recherches sur le développement et les organes reproducteurs des Gracilaria de la Manche.* Thèse de 3ème Cycle, Fac. Sci. Paris, 49 p.

OLTMANNS F., 1922 — *Morphologie und Biologie der Algen.* Fischer, Iena, I, II, III, 558 p.

PELLEGRINI L., 1978 — *Ultrastructure et différenciation des cellules du méristème végétatif de la Cystoseira stricta (Phéophycées, Fucales).* Thèse Doctorat d'État, Aix-Marseille II, 191 p., 81 pl.

PHILLIPS R.W., 1925 — On the origin of the cystocarp in the genus *Gracilaria. Ann. Bot. (London)* 39 : 787-803.

SJOESTEDT L.G., 1926 — Floridean studies. *Lunds Univ. Arsskr.* N.F., II, 22 (2) : 1-95.

SOSSOUNTZOV L., 1975-76 — Infrastructure comparée de l'apex de bourgeons en activité et de bourgeons au repos chez une Fougère : *Marsilea drummondii* A. Br. *La Cellule* 71 : 275-307.

SPURR A.R., 1969 — A low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. *J. Ultrastruct. Res.* 26 : 41-43.

THURET G. et BORNET E., 1878 — *Études phycologiques - Analyses d'algues marines.* Paris, Masson, 105 p.

VAN DEN HOEK C. and CORTEL-BREEMAN A.M., 1970 — Life history on Rhodophyceae. II - *Halymenia floresia* (Clem.) Ag. *Acta Bot. Neerl.* 19 : 314-362.

VINDT-BALGUERIE E., 1971 — Organisation de l'apex du jeune sporophyte de «*Phyllitis sclopendrium*» (L.) Newman. *Botaniste* 54 : 363-375.

WARDLAW C.W., 1968 — *Morphogenesis in plants. A contemporary study.* London, Methuen Co LTD, 451 p.

# OUVRAGES REÇUS POUR ANALYSE

H. HARA Ed., 1985 – **Origin and evolution of diversity in plants and plant communities.** Academia Scientific Book inc., Tokyo - 1 vol. relié, 396 p., US $ 60.00.

Sous ce titre sont réunis 31 articles regroupés en 4 thèmes dont seul le troisième (**Variation and speciation in Algae**) nous intéresse au premier chef ici, bien que les algologues puissent trouver matière à réflexions et à comparaisons dans les autres et tout spécialement dans le dernier (**Structure and function of plant communities**).

Ce troisième thème comprend 7 articles d'une remarquable densité, dont voici le contenu extrêmement résumé.

*Acetabularia calyculus* revêt, en culture et dans certaines conditions définies, une morphologie identique à celle qu'elle présente dans la nature mais, en variant ces conditions, on peut obtenir des anomalies morphologiques; les A. montrent à partir de celles-ci que l'action du milieu s'exerce, non sur les gènes eux-mêmes, mais au niveau de leur expression dans le cytoplasme (I. SHIHIRA-ISHIKAWA, D.M.Y. YANO et K. IMAHORI : Morphological variability and plasticity in cultured cells of *Acetabularia calyculus*, p. 245-256).

Les cénobes de *Gonium* peuvent se dissocier, ce qui s'accompagne d'une activation de la surface cellulaire et, en outre, de la libération d'une phéromone spécifique, de nature glycoprotéique pouvant à son tour induire la dissociation. Chez un *Volvox* des mutants obtenus par l'action de nitrosoguanidine sur des cellules gonidiales issues de dissociation conduisent à des clones où les cellules somatiques, aussi bien que les gonidiales, forment des cénobes (K. IWASA et S. SAITO, Morphological variability and plasticity in *Gonium* and *Volvox*, p. 257-269).

L'étude génétique, par le moyen de croisements, de certains mutants colorés de *Porphyra yezoensis* (différents des mutants rouge, vert et jaune déjà connus) montre que les caractères pris en compte suivent les règles de l'hérédité mendélienne (A. MIURA, Genetic analysis of the variant color types of light red, light green and light yellow phenotypes of *Porphyra yezoensis*, p. 270-284).

En étudiant, sur de très nombreuses souches, le cycle de développement de deux espèces de *Mastocarpus*, on constate qu'elles peuvent présenter, avec une fréquence variable selon l'espèce, un cycle hétéromorphe à gamétophyte dressé foliacé et tétrasporophyte en croûte, un cycle direct ne comportant que des gamétophytes, ou encore un cycle de type mixte; le passage spontané du premier au second a pu être constaté (M. MASUDA et M. KUROGI, Life history patterns and geographical distribution of the species of *Mastocarpus* (Rhodophyta) from Japan, p. 285-294).

La compatibilité sexuelle chez *Closterium ehrenbergii* a été testée entre clones obtenus à partir de plus de 100 populations originaires de diverses parties du globe. Le complexe renferme plus de douze types différents, isolés les uns des autres par des barrières d'habitat, de position géographique ou d'interstérilité (T. ICHIMURA, Geographical distribution and isolating mechanisms in the *Closterium ehrenbergii* species complex, p. 295-303).

L'étude critique des caractères distinctifs, en microscopie optique et microscopie électronique par transmission et par balayage, a été poursuivie chez cinq espèces de *Nitzschia* (H. KOBAYASHI, Ultrastructural differences in certain taxonomically difficult species of *Nitzschia* section *Lanceolatae* in Japan, p. 304-313).

Enfin, une étude très attentive des caractères ultrastructuraux chez neuf espèces de *Pyramimonas* montre que les plus discriminants se rencontrent dans l'appareil flagellaire, ce qui permet de confirmer la distinction de trois groupes d'espèces; les trichocystes et les écailles ne fournissent que des caractères d'ordre secondaire. Une clé est proposée pour les espèces de ce genre difficile (I. INOUYE, T. HORI et M. CHIHARA, Ultrastructural characters of *Pyramimonas* (Prasinophyceae) and their possible relevance in taxonomy, p. 314-327).

F. Magne

BOURRELLY P., 1985 — **Les algues d'eau douce. Initiation à la Systématique III. Les algues bleues et rouges, les Eugléniens, Péridiniens, et Cryptomonadines.** Paris, Soc. Nouv. Ed. Boubée, 1 vol. rel., 606 p.

La première édition de ce livre était parue en 1970. Il s'agit d'une réimpression revue et augmentée. Le texte primitif de la page 1 à 466 est complété par les descriptions des genres étudiés depuis 1970 et par l'indication de nouveaux travaux se rapportant aux algues des divers groupes considérés. Cinq planches et quelques figures illustrent ce complément.

Dans l'index alphabétique, un point signale les genres qui font l'objet de notes additionnelles.

P. Bourrelly

MROZINSKA T., 1985 — **Chlorophyta, Oedogoniophyceae : Oedogoniales in Süsswasserflora von Mitteleuropa**, Bd. 14, 1 vol. rel. 624 p., 1000 fig. Jena, Gustav Fischer Verlag.

Malgré le titre de la collection, il s'agit d'une étude systématique de toutes les Oedogoniales du monde et non pas seulement de celles d'Europe. Nous trouvons dans ce volume : 465 espèces d'*Oedogonium*, 15 d'*Oedocladium* et 108 de *Bulbochaete*. De plus, sont cités 71 taxons d'*Oedogonium* et 4 de *Bulbochaete* incomplètement décrits. Pour chaque espèce, diagnose, clef de détermination des variétés et formes, figures, distribution géographique et quelques renseignements écologiques sont donnés.

Malgré le petit format très pratique, ce livre renferme presque toutes les espèces décrites par E.A. GONZALVES (1981, Oedogoniales, I.C.A.R. New Delhi). Il se termine par une bonne bibliographie et un index.

Il faut remercier l'équipe de ETTL, GERLOFF, HEYNIG et MOLLENHAUER, qui ont pris la suite de PASCHER, et qui, en moins de 10 ans, ont réussi à publier 5 volumes : Chrysophycées et Haptophycées, II (1985, STARMACH); Xanthophyceae, I (1978, ETTL); Xanthophyceae, II (1980, RIETH); Chlorophyta, I (1983, ETTL) et enfin le volume sur les Oedogoniophyceae.

Il faut ajouter à cela 3 volumes qui intéressent moins les Algologues : Schizomycetes (1982, HAUSLER); Pteridophyta und Anthophyta (Monocotyledoneae) I (1980, CASPER et KRAUSH) et Ptéridophyta und Anthophyta (Dicotyledonae) II (1981, CASPER et KRAUSH).

L'ensemble de la nouvelle Süsswasserflora doit comprendre 24 volumes, nous souhaitons vivement qu'ils paraissent à une cadence rapide car c'est là une collection de base pour l'Algologie d'eau douce.

P. Bourrelly

PHILIPOSE M.T. — **Contribution to our knowledge of Indian algae. III. Eugleninea**e. Part 1. The genus *Euglena* Ehrenberg. 1982. *Proc. Indian Acad. Sci.* (Plant Sci.) 91 (6) : 551-599. 1984. Part 2. *Ibid.* 93 (5) : 503-532.

Dans la première partie de ce travail l'auteur signale 24 espèces et 5 variétés du genre *Euglena*. Il décrit 2 espèces nouvelles, une nouvelle variété et une forme.

Il montre que la très curieuse *E. tuba* (CARTER, 1869) est différente de l'*E. tuba* de JOHNSON (1944) qui devient *E. tuba* var. *pseudotuba* (John.) Huber-Pest.

La deuxième partie est consacrée aux genres *Lepocinclis* avec 13 taxons dont 3 variétés nouvelles, et *Phacus* (79 taxons dont une espèce nouvelle et 4 variétés nouvelles).

Les diagnoses, les figures, la distribution sont données. L'ensemble de ces deux travaux forme une importante contribution à la connaissance des Eugléniens.

P. Bourrelly

TELL G., 1985 — **Catalogo de las Algas de Agua Dulce de la Republica Argentina.** *Biblioth. Phycol.* 70, 1 vol. rel. 283 p. Vaduz. Cramer Ed.

Il s'agit d'un catalogue des algues d'eau douce connues à ce jour en République Argentine. C'est un dépouillement méthodique et très complet de tous les travaux parus sur cette vaste région.

Pour chaque algue, l'auteur cite simplement les stations argentines avec l'indication de la bibliographie correspondante. Il n'y a ni diagnose, ni figures, ni commentaires. Nous le regrettons, mais il aurait fallu plusieurs volumes pour obtenir une étude complète. Tel qu'il est ce travail recense toutes les algues, y com-

pris les Diatomées. La seule liste des genres, portée en index à la fin du volume, groupe 434 genres. Ceci indique l'importance de la florule d'Argentine et l'intérêt de ce catalogue.

P. Bourrelly

THÉRÉZIEN Y., 1985 — **Contribution à l'Étude des Algues d'Eau Douce de Bolivie.** *Nov. Hedwigia*, 41 : 505-576.

La zone amazonienne de la Bolivie était mal connue au point de vue des algues d'eau douce. L'auteur signale 193 taxons parmi les Desmidiales et décrit 16 nouveautés appartenant aux genres : *Closterium, Euastrum, Micrasterias, Cosmarium, Xanthidium* et *Staurastrum*.

Les espèces endémiques américaines sont abondantes et représentent 43 %; par contre, les éléments pantropicaux sont assez réduits : 10 %. Pour toutes les espèces rencontrées, nous trouvons des remarques systématiques et l'indication de la répartition géographique. Un grand nombre de taxons sont figurés dans les 32 planches qui illustrent ce travail.

THÉRÉZIEN Y., 1985 — **Contribution à l'étude des Algues d'Eau Douce de la Guyane Française à l'exclusion des Diatomées.** *Biblioth. Phycol.* 72, 1 vol. rel., 275 p. Vaduz, Cramer Ed.

L'auteur dénombre dans son étude 557 taxons avec une dominance des Desmidiées 72 %. Les espèces tropicales ou subtropicales groupent 45 % des taxons. Le tiers de la florule est formé d'espèces américaines et rappelle celles des régions amazoniennes.

45 taxons nouveaux des genres *Trachelomonas, Characiopsis, Tetradinium, Ankistrodesmus, Scenedesmus, Mougeotia, Spirogyra, Closterium, Docidium, Euastrum, Micrasterias, Actinotaenium, Cosmarium, Xanthidium, Staurodesmus, Staurastrum, Desmidium* et *Streptonema* sont décrits.

Cet important travail est illustré par 47 planches originales. Grâce à lui, la florule de la Guyane française dépasse 700 taxons.

P. Bourrelly

**Catalogue spécial n^o^ 7 - Algen, Flechten, Moose, Farne.** KRYPTO, 1985.

La librairie Krypto (F. Flück-Wirth, Teufen, Suisse) vient de sortir un catalogue bibliographique de 2100 travaux sur les Algues, Lichens, Mousses et Fougères. Pour chaque ouvrage nous avons le sommaire et le prix. Un index par matière permet de trouver facilement les travaux des diverses disciplines. Ce catalogue est remis gratuitement ou, éventuellement, contre une contribution volontaire de 9 Fr., 10 DM ou 5 $.




Commission paritaire 16-1-1986 - N° 60590
Dépôt légal n° 12977 - Imprimerie de Montligeon
sorti des presses en août 1986
Imprimé en France
Directeur de la publication : P. Bourrelly